



# THÈSE

Présentée par

**Nicolas KIDJO**

En vue de l'obtention du

**Doctorat de l'Université Pasquale Paoli de Corte**

**Spécialité : Eco-éthologie et Biologie de la Conservation**

## **Conservation du Cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) : Caractérisation biologique et étude des populations captives**



soutenu le **13 juin 2007** devant la commission d'examen composée par :

Stéphane AULAGNIER	Professeur Université Paul Sabatier (Toulouse)
Antoine François BERNARDINI	Professeur Université Pasquale Paoli (Corte)
Christian ERARD	Professeur MNHN, (Paris)
Daniel MAILLARD	Responsable CNERA FM ONCFS (Montpellier)
Bernard MARCHAND	Professeur Université Pasquale Paoli (Corte)
Gérard FERACCI	Responsable « Grande Faune » PNRC (Ajaccio)

Comportement et **Ecologie de la Faune Sauvage**, INRA, Castanet-Tolosan  
**Parc Naturel Régional de Corse**, Ajaccio  
**Université Pasquale Paoli**, Corte



# REMERCIEMENTS

Plus qu'un merci, une pensée pour « *mes* » cerfs qui m'ont fait passer des moments inoubliables. Rentrer dans un enclos c'était rentrer dans un autre monde, oubliant alors tout le reste. Vous avez entretenu chez moi durant ces années une flamme de curiosité et de plaisir à venir partager ces quelques moments d'intimité. Il est difficile de trouver les mots pour parler de cette relation qui s'établit, cette distance du départ qui s'amenuise petit à petit pour se rompre soudainement sans pouvoir expliquer vraiment pourquoi. Je suis d'ailleurs reparti avec une tonne d'interrogations malgré toutes ces heures passées avec vous car vous n'avez cessé de me surprendre jusqu'à la fin.

Je suis intimement convaincu que l'on se construit notamment au fil des expériences que l'on vit et au contact des gens que l'on rencontre, et cela fait maintenant neuf ans que je « grandis » à tes côtés, Eric Bideau, et que tu m'accompagnes avec ta petite famille, Marie-Line, Lou, Addie et Doudou, dans cette aventure qu'est la vie. Neuf années durant lesquelles vous avez participé activement à cette maturation, tel le fruit qui donne de son arôme et de son goût au rhum dans lequel il macère... Sans Vous je serais sûrement un autre Moi et celui que je suis grandement vous en remercie...

Messieurs Gérard Feracci, François Orsetti, Guy Ferreri et Gilbert Vittori, je vous remercie très chaleureusement de m'avoir accueilli comme vous l'avez fait. Merci à toi Gérard de m'avoir permis de vivre cette belle aventure, de nous avoir fait confiance dès le départ et d'avoir œuvré pour que tout ceci puisse se réaliser. Merci au seigneur de l'Alta Rocca, François, qui m'a fait partager sa passion pour le cerf de Corse. Merci aux deux bandits du Fium'Orbu : à Monsieur le maire de Chisà, Guy, qui m'a accueilli dans ce petit coin de paradis et à Gilbert pour tous ces moments passés ensemble et ces interminables discussions. Ces quatre belles années passées à vos côtés resteront à jamais gravées dans ma mémoire.

Je remercie les membres du jury d'avoir accepté de juger ce travail. Merci à Messieurs Christian Erard et Daniel Maillard qui ont accepté cette lourde tâche de rapporteur, à Stéphane Aulagnier d'avoir participé activement à cette thèse en tant que directeur de thèse, à Monsieur Bernardini de m'avoir octroyé du temps pour terminer au mieux ce travail et à François Klein d'avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse.

Je tiens également à remercier Georges Gonzalez qui m'a accueilli au départ pour mon DEA et qui a continué à m'aider dans mon travail jusqu'au bout. De même, je remercie Jean-François Gerard qui s'est impliqué dans ce travail de thèse et qui fut toujours présent pour répondre et discuter de toutes les questions que je pouvais me poser.

Un grand merci à ceux qui m'ont aidé pour aborder les différentes disciplines, à David Reby et Bruno Cargnelutti pour l'étude des vocalisations, à Hubert Ferté, Momar Talla Seck, Emmanuel Liénard, Joséphine Foata pour la parasitologie, à Maxime Galan, Frédérique Tua et Lisa Dadu pour le travail de génétique, à Michel Goulard pour d'insolubles problèmes de statistiques, à Jean Paul Mariani et Monsieur Parodis pour les aspects sanitaires et à Michelle Salotti et Elizabeth Pereira.

Je remercie également les différentes institutions qui ont collaboré permettant ainsi la réalisation de cette thèse, le Parc Naturel Régional de Corse, l'Université de Corte et l'Institut National de la Recherche Agronomique / Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, ainsi que la Direction Régionale de l'Environnement de Corse et l'Office de l'Environnement Corse qui ont participé financièrement à cette étude.

Un grand merci et une pensée affectueuse à l'équipe du PNRG qui a participé à ce travail, Maddie, Marie-Hélène, Livia, Isabelle, Laéticia, Paulette, Linda, César, Jean, Emmanuel, José, François, Antoine, les 2 Jérôme, Dumé et tous les autres.

Un grand merci à Monsieur Mannecy de l'université de Corte et à ces dames de la scolarité pour leur gentillesse, ainsi qu'à Madame Deux qui m'a permis de rédiger en toute quiétude.

Une spéciale dédicace à mes compagnons de galère que je croise régulièrement depuis quelques années déjà. Mesdemoiselles Colette et Farah, c'est un peu grâce à vous que je me suis permis de prendre le temps de savourer toutes ces années. A mon colocataire de l'INRA, Julius d'en face, qui a rendu toutes ces soirées labo des plus agréables. Et bien sûr Nina Béba et Nico Vill ; qu'ils étaient réconfortants tous ces moments passés en votre compagnie, que ce soit au labo, à la péniche ou ailleurs...

Je remercie également mes colocataires du Labo et plus particulièrement Jean, Pascale, Jean-Marc, Nicolas, Lionel, François, Denis, Cathy et Mapie...

Une pensée pour les amis de l'Alta Rocca, Rita et Gérard Orsetti, et du Fium'Orbu le peuple de Chisà : Jean-Claude, Christine, Pierre, Chéribé, Josée, Pierrot, Guillaume, André, Maguy, et tous les autres... Qu'il fut bon de vivre à vos côtés !

Une pensée aux compagnons de Corse et à tous ces bons moments passés en votre compagnie, Damien, Anicka, Martina, Eric, Val, Jean Pierre...

A la Tribu de Tours dont de nombreux membres m'ont fait grand plaisir en venant me rendre visite là haut dans ma montagne : Polo, Christian, Fiktou, Bébert, Francky, Arthur, Ulysse, Yann, William, Mano, Benoît sans oublier les Chichtars, Annie, Aurélie, Amandine, Lyse, Elise, Elizabeth...

Pour faire un bon rhum arrangé, il faut de bons fruits certes mais aussi un bon rhum, l'élément de base, la fondation du cocktail... Ces bases, c'est avec vous que je les ai forgées, Boots, Carl, Le Dude, et Fab le Cainfr, Amis d'enfance avec lesquels j'ai appris à marcher puis courir, chacun finissant par suivre son propre chemin mais quoi qu'il arrive vous serez toujours là en moi car je suis aussi tout ce que vous m'avez donné.

Enfin, une pensée toute particulière pour mes parents, mon frère et ma famille qui m'ont soutenu depuis le début.

# SOMMAIRE

<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>1</b>
<b>I. Concepts en Biologie de la Conservation.....</b>	<b>3</b>
I. 1. Aspects théoriques.....	3
I. 2. La diversité biologique.....	7
I. 3. Origine et définition de l'espèce.....	8
I. 3. 1. Difficultés inhérentes au concept de l'espèce.....	9
I. 3. 2. Notion d'espèce en biologie de la conservation.....	9
I. 3. 3. Concept de l'Espèce-Clé de Voûte.....	10
I. 4. Extinctions.....	11
I. 4. 1. Les processus déterministes.....	11
I. 4. 2. Les processus stochastiques.....	12
I. 4. 3. Le cas particulier des introductions d'espèces envahissantes.....	13
I. 5. Réintroductions.....	14
I. 6. La génétique en Biologie de la Conservation.....	16
I. 6. 1. Postulats en vigueur.....	16
I. 6. 2. Controverses sur le rôle de la génétique.....	17
I. 6. 3. Un exemple de population dite « génétiquement non viable ».....	18
I. 7. L'éthologie en Biologie de la conservation.....	19
I. 7. 1. Comportement et environnement.....	19
I. 7. 2. Facteurs comportementaux spécifiques.....	21
I. 7. 3. Ethologie et enjeux pour la conservation.....	22
I. 8. Pathologies et parasitologie en biologie de la conservation.....	23
<b>II. L'histoire du cerf de Corse (Cervus elaphus corsicanus).....</b>	<b>26</b>
II. 1. Déclin des populations et extinction du cerf de Corse.....	26
II. 2. Les motivations d'une réintroduction.....	28
II. 2. 1. Les origines du cerf de Corse.....	28
II. 2. 2. Valeur patrimoniale, biologique et cynégétique.....	30
II. 2. 3. Vers une réintroduction du cerf de Corse.....	30
II. 2. 4. Une réintroduction du cerf de Corse ex situ.....	31
II. 2. 5. Une réintroduction du cerf de Corse in natura.....	32
<b>III. Objectifs de l'étude.....</b>	<b>38</b>
<b>2. PRÉSENTATION DU SITE D'ÉTUDE.....</b>	<b>41</b>
I. 1. Enclos de Quenza.....	43
I. 2. Enclos de Casabianda.....	45
I. 3. Enclos d'Ania di Fium'Orbu.....	46
I. 4. Comparaisons entre enclos.....	47

### **3. CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES DES POPULATIONS CAPTIVES DE CERF DE CORSE..... 49**

#### **I. Matériels et méthodes..... 51**

I. 1. Préparation des captures.....	51
I. 2. Caractéristiques morphométriques.....	53
I. 3. Cycle biologique du cerf de Corse.....	54
I. 4. Caractérisation des vocalisations.....	56
I. 4. 1. Enregistrements des vocalisations.....	57
I. 4. 2. Analyses des vocalisations.....	58
I. 5. Caractéristiques sanitaires des populations captives.....	58
I. 5. 1. Recherche des pathologies.....	58
I. 5. 2. Recherches parasitologiques.....	59
I. 6. Structure et dynamique des populations des enclos.....	61

#### **II. Résultats..... 63**

II. 1. Caractéristiques morphométriques.....	63
II. 2. Cycle biologique du cerf de Corse.....	66
II. 2. 1. Période de reproduction.....	66
II. 2. 2. Chute et repousse des bois.....	67
II. 2. 3. La mue.....	70
II. 2. 4. Période de mise bas.....	70
II. 2. 5. Période de lactation.....	72
II. 3. Caractérisation des vocalisations.....	75
II. 3. 1. Les mâles adultes.....	75
II. 3. 1. 1. Types de brames et comportements de phonation.....	75
II. 3. 1. 2. Paramètres acoustiques des brames.....	76
II. 3. 2. Les femelles adultes.....	79
II. 3. 3. Les faons.....	80
II. 4. Caractéristiques sanitaires des populations captives.....	82
II. 4. 1. Les pathologies.....	82
II. 4. 2. Les parasites.....	86
II. 4. 2. 1. Les endoparasites.....	86
II. 4. 2. 1. 1. Les Parasites pulmonaires.....	86
II. 4. 2. 1. 2. Les Parasites digestifs.....	89
II. 4. 2. 2. Les ectoparasites.....	91
II. 5. Dynamique des populations des enclos de Quenza et de Casabianda.....	94

### **4. STRUCTURATION ET FONCTIONNEMENT SOCIAL DES POPULATIONS EN ENCLOS ..... 103**

#### **I. Matériel et Méthodes..... 105**

I. 1. Protocole d'observation et structures de population.....	105
I. 1. 1. Place de nourrissage et dispositif d'observations des animaux.....	106
I. 1. 2. Protocole d'observation.....	107
I. 1. 3. Structure de population.....	109
I. 2. Comportements interactifs.....	109

I. 2. 1. Volume global des interactions par population .....	110
I. 2. 2. Comportements agonistiques .....	111
I. 2. 2. 1. Taux d'émission des actes agonistiques .....	111
I. 2. 2. 2. Taux de réception des actes agonistiques .....	112
I. 2. 2. 3. Comportements agonistiques émis et reçus selon les catégories d'individus .....	112
I. 2. 2. 4. Analyse du flux d'interactions agonistiques entre les catégories d'individus .....	113
I. 2. 3. Structure hiérarchique .....	113
I. 2. 4. Comportements reproducteur .....	114
I. 2. 4. 1. Activité de brame .....	114
I. 2. 4. 2. Comportements sexuels .....	115
I. 3. Grégarité .....	117
I. 4. Comportement alimentaire aux mangeoires .....	119
I. 4. 1. Accès à l'alimentation .....	119
I. 4. 2. Structuration sociale durant l'alimentation .....	120
<b>II. Résultats .....</b>	<b>121</b>
II. 1. Structure des populations sur les 3 périodes d'observations .....	121
II. 1. 1. Structure de la population de Quenza .....	121
II. 1. 2. Structure de la population de Casabianda .....	123
II. 2. Comportement interactifs .....	125
II. 2. 1. Volume global d'échanges d'actes interactifs .....	125
II. 2. 2. Comportements agonistiques .....	127
II. 2. 2. 1. Taux d'émission des actes agonistiques .....	127
II. 2. 2. 2. Taux de réception des actes agonistiques .....	132
II. 2. 2. 3. Comportements agonistiques émis et reçus selon les catégories d'individus .....	136
II. 2. 2. 4. Analyse du flux d'interactions agonistiques entre les catégories d'individus .....	140
II. 3. Structure hiérarchique .....	142
II. 3. 1. Les femelles .....	143
II. 3. 2. Les mâles .....	146
II. 4. Comportement reproducteur .....	149
II. 4. 1. Activité de brame par enclos .....	149
II. 4. 1. 1. Activité de brame des mâles dominants .....	151
II. 4. 2. Comportements sexuels .....	154
II. 4. 2. 1. Taux d'émission des comportements sexuels des mâles .....	154
II. 4. 2. 2. Types de comportements sexuels émis par catégorie de mâles .....	157
II. 4. 2. 3. Répartition des comportements sexuels émis par les dominants sur les femelles .....	158
II. 5. Grégarité .....	164
II. 5. 1. Population de Quenza en 2003 .....	164
II. 5. 2. Population de Quenza en 2004 .....	166
II. 5. 3. Population de Casabianda en 2003 .....	167
II. 5. 4. Population de Casabianda en 2004 .....	169
II. 6. Comportement alimentaire aux mangeoires .....	171
II. 6. 1. Accès à l'alimentation .....	171
II. 6. 2. Structuration sociale durant l'alimentation .....	174

<b>5. CARACTÉRISATION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS CAPTIVES.....</b>	<b>179</b>
<b>I. Introduction.....</b>	<b>181</b>
<b>II. Matériels et méthodes .....</b>	<b>183</b>
II. 1. Echantillonnage des populations .....	183
II. 2. Utilisation des microsatellites.....	183
II. 3. Analyse des données.....	184
II. 3. 1. Niveaux de variation.....	184
II. 3. 2. Tests d'assignation.....	185
II. 3. 3. Etude des liens de parenté.....	185
II. 3. 3. 1. Détermination des liens de parenté .....	185
II. 3. 3. 2. Estimation de la diversité parentale.....	187
II. 3. 4. Correspondance des analyses de paternité et des paramètres comportementaux .....	188
<b>III. Résultats .....</b>	<b>189</b>
III. 1. Population échantillonnée .....	189
III. 2. Polymorphisme des populations captives de cerf de Corse.....	190
III. 3. Tests d'assignation .....	195
III. 4. Etude des liens de parenté .....	197
III. 4. 1. Détermination des liens de parenté.....	197
III. 4. 2. Estimation de la diversité parentale.....	202
III. 5. Correspondance des analyses de paternité et des paramètres comportementaux .....	204
<b>6. DISCUSSION .....</b>	<b>207</b>
<b>I. Caractérisation de la Population de Cerfs de Corse.....</b>	<b>209</b>
I. 1. Caractéristiques du cerf élaphe corso-sarde.....	209
I. 1. 1. Caractéristiques communes observées avec l'espèce cerf élaphe .....	209
I. 1. 2. Particularités distinctives observées chez le cerf corso-sarde .....	210
I. 2. Statut de <i>Cervus elaphus corsicanus</i> .....	212
I. 2. 1. Origines controversées de <i>Cervus elaphus corsicanus</i> .....	212
I. 2. 2. Écoutons la Voix du cerf de Corse.....	213
I. 2. 2. 1. Théorie de l'acoustique .....	213
I. 2. 2. 2. L'acoustique du cerf de Corse .....	214
I. 2. 2. 3. Une hypothèse à préciser.....	214
I. 2. 2. 4. Apports de l'approche par la bioacoustique .....	215
<b>II. L'élevage de cerfs en Corse : une réussite ?.....</b>	<b>217</b>
II. 1. Caractéristiques sanitaires .....	217
II. 1. 1. Parasitisme .....	217
II. 1. 2. Pathologies.....	219
II. 2. Caractéristiques génétiques .....	221
II. 2. 1. Polymorphisme génétique du cerf de Corse.....	221
II. 2. 2. Différences entre populations captives .....	223
II. 2. 3. Système d'appariement.....	223
II. 2. 4. Implications de gestion .....	224



II. 3. Structuration sociale .....	226
II. 3. 1. Structure de population, hiérarchie et comportements agonistiques .....	229
II. 4. Comportement reproducteur .....	234
II. 4. 1. Activité de brame .....	234
II. 4. 2. Comportements sexuels .....	235
II. 4. 3. Succès reproducteur des mâles .....	237
<b>7. CONCLUSION .....</b>	<b>239</b>
<b>8. RECOMMANDATIONS POUR LA POURSUITE DU PROGRAMME DE RÉINTRODUCTION DU CERF EN CORSE .....</b>	<b>245</b>
<b>9. RÉFLEXION.....</b>	<b>251</b>
I. 1. Biologie de la conservation et éthique .....	253
I. 1. 1. Les enjeux de la biologie de la conservation .....	253
I. 1. 2. Le dilemme Homme - Nature.....	254
<b>10. BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>257</b>
<b>11. ANNEXES .....</b>	<b>297</b>
<b>12. PUBLICATIONS .....</b>	<b>345</b>

## INDEX DES ANNEXES

<b>Annexe n° 1</b> : Liste des espèces végétales recensées pour chaque enclos .....	299
<b>Annexe n° 2</b> : Tableau comparatif de l'état des espèces végétales dans les 3 enclos .....	300
<b>Annexe n° 3</b> : Fiche de capture .....	302
<b>Annexe n° 4</b> : Mesures morphométriques .....	304
<b>Annexe n° 5</b> : Corrélations entre mesures morphométriques.....	312
<b>Annexe n° 6</b> : Tableau récapitulatif des parasites retrouvés dans les fèces de cerfs des enclos de Quenza et de Casabianda .....	313
<b>Annexe n° 7</b> : Arbre de diagnose des œufs d'Helminthes utilisé pour les bovins, ovins et caprins .....	314
<b>Annexe n° 8</b> : Arbre de diagnose des œufs de strongles digestifs utilisé pour les bovins, ovins et caprins .....	315
<b>Annexe n° 9</b> : Inventaires faunistiques des helminthes parasites retrouvés chez les Cervidés .....	316
<b>Annexe n° 10</b> : Protocole des observations selon la méthode du « all occurrence sampling »... ..	317
<b>Annexe n° 11</b> : Protocole des observations selon la méthode du « scann sampling » .....	322
<b>Annexe n° 12</b> : Répertoire comportemental relevé chez le cerf de Corse.....	324
<b>Annexe n° 13</b> : Résultats significatifs des tests statistiques appliqués à l'étude des comportements agonistiques, reproducteurs et alimentaires .....	326
<b>Annexe n° 14</b> : Significativité des valeurs de déséquilibre de liaison.....	331
<b>Annexe n° 15</b> : Résultats des tests d'assignation réalisés pour chaque individu génotypé vis-à-vis de chaque population et sous-population .....	332
<b>Annexe n° 16</b> : Attribution des liens de parenté à Quenza.....	339
<b>Annexe n° 17</b> : Attribution des liens de parenté à Casabianda .....	340
<b>Annexe n° 18</b> : Mâles reproducteurs de Quenza et de Casabianda.....	342

## INDEX DES FIGURES

<b>Figure 1</b> : Disparition progressive du cerf élaphe en Sardaigne et en Corse .....	26
<b>Figure 2</b> : Extinctions successives des dernières populations de cervidés en Corse.....	27
<b>Figure 3</b> : Transferts d'animaux entre les enclos .....	32
<b>Figure 4</b> : Carte des relâchers effectués in natura .....	33
<b>Figure 5</b> : Cartographie et représentation topographique de l'aire de répartition du cerf suite aux 2 lâchers effectués à Quenza.....	35
<b>Figure 6</b> : Cartographie et représentation topographique de l'aire de répartition du cerf suite au lâcher effectué à Chisà.....	36
<b>Figure 7</b> : Cartographie et représentation topographique de l'aire de répartition du cerf suite au lâcher effectué à Saint Pierre de Venaco .....	37
<b>Figure 8</b> : Carte de végétation de l'enclos de Quenza.....	44

<b>Figure 9</b> : Carte de végétation de l'enclos de Casabianda .....	45
<b>Figure 10</b> : Carte de végétation de l'enclos d'Ania di Fium'Orbu .....	46
<b>Figure 11</b> : Crush à la sortie du couloir de l'enclos de reprise à Quenza.....	52
<b>Figure 12</b> : Groupes de femelles marquées à l'enclos de Quenza.....	52
<b>Figure 13</b> : Cerf maintenu dans le crush ce contention.....	53
<b>Figure 14</b> : Mesures relevées sur des individus capturés .....	53
<b>Figure 15</b> : Caractérisation du poids par catégorie d'individus et par population .....	63
<b>Figure 16</b> : Caractérisation de la longueur de la mandibule par catégorie d'individus et par population .....	64
<b>Figure 17</b> : Caractérisation de la période de reproduction par l'activité de brame pour les populations de Quenza et Casabianda en 2002, 2003 et 2004.....	67
<b>Figure 18</b> : Bois d'un mâle adulte retrouvé <i>in natura</i> .....	68
<b>Figure 19</b> : Pivot venant de cicatriser après la chute du merrain .....	68
<b>Figure 20</b> : Refait des velours de deux mâles adultes de l'enclos de Casabianda .....	68
<b>Figure 21</b> : Mâle adulte en fin de croissance des velours .....	68
<b>Figure 22</b> : Deux jeunes mâles joutent à Quenza entretenant leurs bois blancs.....	68
<b>Figure 23</b> : Comparaison de la ramure d'un cerf de Corse et de la ramure d'un cerf élaphe continental .....	69
<b>Figure 24</b> : Mâle adulte de Quenza présentant une malformation de ses deux bois.....	69
<b>Figure 25</b> : Femelle de Quenza en mue de printemps.....	70
<b>Figure 26</b> : Pelage d'été brun-roux d'une femelle de Casabianda accompagnée de son faon encore tacheté de blanc.....	70
<b>Figure 27</b> : Date de première observation des faons dans les enclos de Quenza et Casabianda en 2003 et 2004 .....	71
<b>Figure 28</b> : Caractérisation de la période d'allaitement par les femelles suitées dans les enclos de Quenza et Casabianda en 2003 et 2004. ....	72
<b>Figure 29</b> : Femelle de Quenza qui allaite son faon qui est presque aussi gros qu'elle.....	73
<b>Figure 30</b> : Cycle biologique du mâle de cerf de Corse.....	73
<b>Figure 31</b> : Cycle biologique de la femelle de cerf de Corse.....	74
<b>Figure 32</b> : Spectrogrammes d'un train d'aboiements de charge et d'un train de brames communs .....	75
<b>Figure 33</b> : Spectrogrammes d'un train d'aboiements de charge, d'un train de brames communs et du « harsh roar » d'un cerf élaphe continental.....	76
<b>Figure 34</b> : Spectrogramme d'un brame commun avec la synchronisation de la gestuelle illustrant la relation entre la fréquence des formants et la posture de l'animal.....	77
<b>Figure 35</b> : Caractérisation des variables acoustiques d'un extrait de brame commun émis par un cerf de Corse.....	78
<b>Figure 36</b> : Spectrogrammes d'une vocalise de femelle et de faon.....	80
<b>Figure 37</b> : Résultats des tests sérologiques effectués sur des prélèvements provenant des individus des populations de Quenza et de Casabianda en 2002, 2003, 2004 et 2006.....	84
<b>Figure 38</b> : Caractérisation de la mortalité dans les populations de Quenza et de Casabianda entre 2002 et 2006 .....	85
<b>Figure 39</b> : Extrémité céphalique du dictyocaulé retrouvé dans le réseau bronchique des poumons d'une femelle adulte de l'enclos de Quenza .....	87
<b>Figure 40</b> : Organe de ponte du dictyocaulé femelle .....	87

<b>Figure 41</b> : Larve L1 de protostrongle retrouvé dans du jus de poumon et des fèces d'individus des populations de Quenza, de Casabianda et du relâcher de Chisà à I Pianuri ..	88
<b>Figure 42</b> : Œuf de strongle digestif.....	89
<b>Figure 43</b> : Œuf embryonné de strongiloïdes.....	89
<b>Figure 44</b> : Œuf de <i>Trichuris</i> sp. retrouvé en grande quantité dans les fèces de caprins.....	90
<b>Figure 45</b> : Œuf de <i>Capillaria</i> retrouvé de manière sporadique et en faible quantité dans les fèces de cerfs de Corse des enclos de Quenza et Casabianda. ....	90
<b>Figure 46</b> : Spore de coccidie <i>Emeiria</i> non sporulé identifié dans les fèces de caprins .....	91
<b>Figure 47</b> : Tarse terminal d'un Ixodiné .....	92
<b>Figure 48</b> : Tique <i>Ixodes ricinus</i> .....	92
<b>Figure 49</b> : Hanche antérieure avec une seule épine de l'espèce <i>I. ricinus</i> .....	92
<b>Figure 50</b> : Tique <i>Hyalomma aegyptium</i> .....	92
<b>Figure 51</b> : Hanche antérieure bifide de l'espèce <i>H. aegyptium</i> .....	92
<b>Figure 52</b> : Evolution de l'effectif total des populations des enclos de Quenza et de Casabianda entre 1985 et 2006.....	97
<b>Figure 53</b> : Evolution de la densité totale des individus des populations des enclos de Quenza et Casabianda entre 1985 et 2006 .....	98
<b>Figure 54</b> : Evolution du taux d'accroissement des populations des enclos de Quenza et de Casabianda entre 1985 et 2006.....	98
<b>Figure 55</b> : Evolution de la sex-ratio des individus de plus d'un an des populations de Quenza et de Casabianda entre 1985 et 2006 .....	99
<b>Figure 56</b> : Evolution du taux de fécondité des femelles matures des enclos de Quenza et de Casabianda entre 1986 et 2006.....	100
<b>Figure 57</b> : Evolution de la sex ratio à la naissance dans les populations de Quenza et de Casabianda entre 1985 et 2006.....	101
<b>Figure 58</b> : Evolution du taux de mortalité des cerfs des enclos de Quenza et Casabianda entre 1985 et 2006 .....	101
<b>Figure 59</b> : Dispositif de distribution des mangeoires et d'observation utilisé dans les 2 enclos .....	106
<b>Figure 60</b> : Périodes d'observations comportementales, dans les enclos de Quenza et de Casabianda au cours des années 2002, 2003, 2004 et 2005. ....	107
<b>Figure 61</b> : Structure de la population de Quenza au rut en 2002.....	122
<b>Figure 62</b> : Structure de la population de Quenza en début de chaque période d'observation en 2003 et 2004 .....	122
<b>Figure 63</b> : Structure de la population de Casabianda au rut 2002. ....	124
<b>Figure 64</b> : Structure de la population de Casabianda en début de chaque période d'observation en 2003 et 2004 .....	124
<b>Figure 65</b> : Taux d'actes interactifs agonistiques et sexuels émis au sein de chaque dyade de catégories d'individus caractérisant le volume global d'interactions pour chaque population pendant les périodes d'observations avril-décembre en 2003 et 2004.....	126
<b>Figure 66</b> : Taux d'actes agonistiques émis par les individus classés en 5 catégories constituant la population de Quenza et de Casabianda, hors période de rut et en période de reproduction, en 2003 et 2004 .....	128
<b>Figure 67</b> : Graphique comparatif des taux d'émissions d'actes agonistiques de la catégorie bichette et femelle adulte selon les enclos, l'année et la période .....	129

<b>Figure 68</b> : Graphique comparatif des taux d'émissions d'actes agonistiques de la catégorie jeune mâle et mâle sub-adulte selon les enclos, l'année et la période.....	130
<b>Figure 69</b> : Graphique comparatif des taux d'émissions d'actes agonistiques de la catégorie mâle adulte selon les enclos, l'année et la période .....	131
<b>Figure 70</b> : Taux d'actes agonistiques reçus par les individus classés en 5 catégories constituant les populations de Quenza et de Casabianda, hors période de rut et en période de reproduction en 2003 et 2004 .....	132
<b>Figure 71</b> : Graphique comparatif des taux de réception des actes agonistiques de la catégorie bichette et femelle adulte selon les enclos, l'année et la période .....	134
<b>Figure 72</b> : Graphique comparatif des taux de réception d'actes agonistiques de la catégorie jeune mâle et mâle sub-adulte selon les enclos, l'année et la période.....	135
<b>Figure 73</b> : Graphique comparatif des taux de réception d'actes agonistiques caractéristiques de la catégorie mâle adulte selon les enclos, l'année et la période.....	136
<b>Figure 74</b> : Projection des variables comportementales agonistiques émises et des catégories d'individus émetteurs de ces comportements pour chaque enclos, année et période sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances.....	137
<b>Figure 75</b> : Projection des variables comportementales agonistiques reçues et des catégories d'individus récepteurs de ces comportements pour chaque enclos, année et période sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances.....	139
<b>Figure 76</b> : Projection des variables de catégories d'individus récepteurs et des catégories d'individus émetteurs de comportements agonistiques selon l'enclos, l'année et la période, sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances.....	141
<b>Figure 77</b> : Sociogramme schématisant la hiérarchie chez les femelles de la population de Quenza pour la période d'avril à décembre en 2003 et 2004 .....	144
<b>Figure 78</b> : Sociogramme schématisant la hiérarchie chez les femelles de la population de Casabianda pour la période d'avril à décembre en 2003 et 2004.....	145
<b>Figure 79</b> : Sociogramme schématisant la hiérarchie chez les mâles de la population de Quenza pour les deux périodes « hors rut et rut » en 2003 et 2004.....	147
<b>Figure 80</b> : Sociogramme schématisant la hiérarchie chez les mâles de la population de Casabianda pour les deux périodes « hors rut et rut » en 2003 et 2004 .....	148
<b>Figure 81</b> : Caractérisation de l'activité totale de brame des mâles de la population de Quenza et de Casabianda durant les périodes de reproduction de 2002, 2003 et 2004 .....	149
<b>Figure 82</b> : Activité de brame des mâles à Quenza et à Casabianda en 2002, 2003 et 2004 .....	152
<b>Figure 83</b> : Taux de comportements sexuels émis par les mâles classés en trois catégories des populations de Quenza et de Casabianda, en période de rut, au cours des années 2003 et 2004 .....	154
<b>Figure 84</b> : Graphique comparatif des taux d'émissions de comportements sexuels caractéristiques de la catégorie jeune mâle et mâle sub-adulte des populations de Quenza et de Casabianda durant le rut en 2003 et en 2004.....	155
<b>Figure 85</b> : Graphique comparatif des taux d'émissions de comportements sexuels caractéristiques de la catégorie mâle adulte des populations de Quenza et de Casabianda durant le rut en 2003 et en 2004 .....	156

<b>Figure 86</b> : Projection des variables comportementales sexuelles émises et des catégories d'individus émetteurs de ces comportements pour chaque enclos et année sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances .....	157
<b>Figure 87</b> : Projection des variables individus mâles ayant émis des comportements sexuels et des individus femelles les ayant reçus, pendant le rut à Quenza en 2002, sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. ....	159
<b>Figure 88</b> : Projection des variables individus mâles ayant émis des comportements sexuels et des individus femelles les ayant reçus, pendant le rut à Quenza en 2003, sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances .....	160
<b>Figure 89</b> : Projection des variables individus mâles ayant émis des comportements sexuels et des individus femelles les ayant reçus, pendant le rut à Casabianda en 2003, sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances.....	162
<b>Figure 90</b> : Structuration sociale de la population de Quenza en période hors rut et en période de reproduction en 2003. ....	165
<b>Figure 91</b> : Structuration sociale de la population de Quenza en période hors rut et en période de reproduction en 2004. ....	166
<b>Figure 92</b> : Structuration sociale de la population de Casabianda en période hors rut et en période de reproduction en 2003. ....	168
<b>Figure 93</b> : Structuration sociale de la population de Casabianda en période hors rut et en période de reproduction en 2004. ....	169
<b>Figure 94</b> : Fréquence d'utilisation des mangeoires par catégorie d'individus pour les populations de Quenza en 2003 et 2004 et de Casabianda en 2003 et 2004 .....	171
<b>Figure 95</b> : Fréquences d'observation des mâles (d'un an et plus) aux mangeoires par année et par enclos. ....	172
<b>Figure 96</b> : Fréquences d'observation des femelles (d'un an et plus) aux mangeoires par année et par enclos.....	173
<b>Figure 97</b> : Fréquences d'observation des faons aux mangeoires par année et par enclos .....	174
<b>Figure 98</b> : Arbres hiérarchiques caractérisant les regroupements à la mangeoire des individus de la population de Quenza en période hors rut en 2003 et 2004.....	175
<b>Figure 99</b> : Arbres hiérarchiques caractérisant les regroupements à la mangeoire des individus de la population de Casabianda en période hors rut en 2003 et 2004.....	176
<b>Figure 100</b> : Rappel des translocations d'individus et des relâchers d'animaux depuis le début du programme de réintroduction. ....	182
<b>Figure 101</b> : Effectif de l'échantillonnage de la population des trois enclos .....	189
<b>Figure 102</b> : Fréquences alléliques dans les populations de Quenza, Casabianda et Ania, pour les 5 microsatellites dont tous les allèles se retrouvent dans les 3 populations.....	190
<b>Figure 103</b> : Répartition des fréquences alléliques dans les populations de Quenza, Casabianda et Ania, pour les cinq microsatellites dont au moins un des allèles est absent dans au moins une des trois populations. ....	191
<b>Figure 104</b> : Evolution des fréquences alléliques des populations des enclos de Quenza et de Casabianda entre 2001 et 2005 .....	194
<b>Figure 105</b> : Représentation graphique des paternités déterminées dans l'enclos de Quenza pour les cohortes 2002, 2003, 2004 et 2005 .....	200
<b>Figure 106</b> : Représentation graphique des paternités déterminées dans l'enclos de Casabianda pour les cohortes 2002, 2003, 2004 et 2005 .....	201

<b>Figure 107</b> : Pourcentage de faons engendrés par les mâles adultes et sub-adultes de l'enclos de Quenza et de Casabianda pour les cohortes cumulées de 2002 à 2005 .....	203
<b>Figure 108</b> : Présentation des degrés de corrélation supérieurs à 0,8 obtenus entre différentes caractéristiques morphométriques .....	312

## INDEX DES TABLEAUX

<b>Tableau I</b> : Tableau comparatif des mesures de poids obtenues chez le cerf de Corse et le cerf élaphe continental.....	64
<b>Tableau II</b> : Résultats du test F univarié effectué sur les trois variables (poids, longueur totale, longueur mandibule) selon l'enclos et la catégorie d'âge et de sexe des individus.....	65
<b>Tableau III</b> : Différences morphologiques entre les enclos de Quenza et de Casabianda pour trois classes d'âge et chaque sexe.....	65
<b>Tableau IV</b> : Calendrier des journées d'observations réalisées en continu durant les périodes de rut de 2002, 2003 et 2004, dans les 2 enclos de Quenza et de Casabianda.....	66
<b>Tableau V</b> : Calendrier caractérisant la période des naissances des faons.....	71
<b>Tableau VI</b> : Caractérisation des vocalisations des mâles chez le cerf de Corse, le cerf élaphe continental, le cerf élaphe de l'île de Rhum et le daim.....	77
<b>Tableau VII</b> : Caractéristiques individuelles des vocalisations mesurées sur sept mâles des enclos de Quenza et de Casabianda.....	79
<b>Tableau VIII</b> : Caractérisation des vocalisations des femelles chez le cerf élaphe Corse, le cerf élaphe continental et le daim.....	80
<b>Tableau IX</b> : Caractérisation des vocalisations des faons chez le cerf élaphe Corse, le cerf élaphe continental et le daim.....	81
<b>Tableau X</b> : Récapitulatif de la mortalité observée dans les deux enclos de Quenza et de Casabianda entre 2002 et 2006 par âge et par sexe.....	85
<b>Tableau XI</b> : Eléments parasitaires identifiés chez les cerfs de Corse des enclos de Quenza, Casabianda, de la population réintroduite de Chisà à I Pianuri et dans un troupeau de chèvres en élevage extensif.....	91
<b>Tableau XII</b> : Evolution des effectifs de la population de l'enclos de Quenza entre 1985 et 2006.....	95
<b>Tableau XIII</b> : Evolution des effectifs de la population de l'enclos de Casabianda entre 1991 et 2006.....	96
<b>Tableau XIV</b> : Composition de la population de l'enclos de Quenza durant les 3 périodes d'observations.....	121
<b>Tableau XV</b> : Composition de la population de l'enclos de Casabianda durant les 3 périodes d'observations.....	123
<b>Tableau XVI</b> : Table des indices de linéarité de Kendall et des probabilités associées caractérisant la structure hiérarchique des femelles de chaque population.....	143
<b>Tableau XVII</b> : Table des indices de linéarité de Kendall et des probabilités associées caractérisant la structure hiérarchique des mâles de chaque population.....	146

<b>Tableau XVIII</b> : Structure et densité des populations des enclos de Quenza et de Casabianda en début de période de reproduction en 2002, 2003 et 2004 et nombre moyen de brames entendus par session d'observation.....	150
<b>Tableau XIX</b> : Table des différentes fonctions utilisées pour tester la relation entre l'activité de brame et la structure de la population dans les deux enclos pour les périodes de reproduction de 2002, 2003 et 2004.....	151
<b>Tableau XX</b> : Indices d'association par paire calculés pour les différentes situations dans la caractérisation d'une structure sociale pour les deux populations de Quenza et de Casabianda.....	177
<b>Tableau XXII</b> : Niveau de différenciation $F_{ST}$ entre paires de populations et probabilité associée (P) de déviation par rapport à zéro.....	192
<b>Tableau XXIII</b> : Evolution de la diversité génétique des populations de Quenza et Casabianda au cours des années.....	192
<b>Tableau XXIV</b> : Différenciations par paires au sein d'un même enclos entre sous-populations au cours du temps.....	193
<b>Tableau XXV</b> : Résultats des tests d'assignation des individus présentant une probabilité d'exclusion inférieure à 0,05 pour au moins une population .....	196
<b>Tableau XXVI</b> : Taux de réussite théorique et obtenu de la détermination de l'apparentement d'un faon en fonction du degré de confiance pour les deux populations de Quenza et de Casabianda.....	198
<b>Tableau XXVII</b> : Nombre de pères différents identifiés par rapport au nombre de faons engendrés pour toutes les femelles ayant eu au moins deux faons entre 2002 et 2005 à Quenza et à Casabianda.....	202
<b>Tableau XXVIII</b> : Table des résultats des calculs des coefficients de corrélation de Spearman et des probabilités associées, comparant la variable succès reproducteur d'un mâle avec son rang hiérarchique, sa proportion de brames émis, sa proportion de temps de dominance, sa proportion de comportements sexuels et agonistique émis durant le rut....	204
<b>Tableau XXIX</b> : Détermination des paternités pour les femelles qui ont reçu des comportements sexuels majoritairement de la part de deux mâles dominants.....	205





# ***1. Introduction***



Dans le cadre du programme de réintroduction du cerf en Corse, le travail de cette thèse était orienté vers une compréhension du fonctionnement des populations encloses de cerf de Corse, afin de mieux appréhender leur développement dans cette phase d'élevage en captivité qui précède le relâcher *in natura* de groupes d'individus.

L'approche pluridisciplinaire, menée grâce à de multiples collaborations, visait à caractériser la population captive de cerf de Corse, sa dynamique démographique et l'organisation sociale des populations afin de déterminer les facteurs dont pouvaient dépendre la réussite de cette phase d'élevage qui sous-tend également en partie le succès de la réintroduction.

Nous avons cependant élargit notre questionnement et inscrit notre travail dans le cadre de la biologie de la conservation et de la préservation de la diversité biologique, le cerf de Corse étant listé par le livre rouge de l'UICN comme une sous-espèce menacée d'extinction.

Nous présenterons ainsi quelques généralités et aspects théoriques de la biologie de la conservation dans lesquels s'inscrit ce programme de réintroduction du cerf de Corse dans un milieu insulaire. Nous aborderons ensuite les quelques disciplines qui ont guidées nos recherches et qui sont des outils précieux pour les projets de conservation. Puis pour clore ce chapitre, nous aborderons l'histoire du cerf de Corse et de l'opération de sa réintroduction en Corse, et enfin les objectifs de nos travaux.

## ***I. Concepts en Biologie de la Conservation***

### ***I. 1. Aspects théoriques***

Notre travail trouve ses fondements dans le domaine de l'Éthologie. Or on peut pour cette discipline constater que suivant l'approche et la sensibilité de chacun, les fondements théoriques et l'interprétation des données qu'ils engendrent peuvent s'avérer fort différents. Que dire alors pour la biologie de la conservation dont une des caractéristiques est sa grande interdisciplinarité ?

En effet, la biologie de la conservation, pour répondre à ses objectifs de préservation de la diversité et des ressources (agriculture, chasse, pêche, foresterie,...), synthétise des principes de la biologie des populations, de la génétique, de l'éthologie, de la biologie évolutive, de la biogéographie, de l'anthropologie, de la sociologie, de l'économie et de la philosophie (Barbault, 2000; Primack, 1993).

Des actions de conservation et de protection ont été menées bien avant l'émergence de la biologie de la conservation en tant que discipline, notamment par la création d'aires protégées (Dajoz, 1970). Le site de Yellowstone est le premier parc national du monde qui a vu le jour aux Etats-Unis en 1872, par la suite seront créés en Europe les premiers parcs naturels, en Suède (1909), en Suisse (1915), en Grande Bretagne (1949), en France (le Parc de la Vanoise en 1963) (Barbault, 2000).

Les premiers pas de la biologie de la conservation, en tant que concept se situent à la fin des années soixante, notamment par l'édition du premier périodique « Biological Conservation » en 1968 (Blondel, 1995a). C'est quelques années plus tard que les fondements et les objectifs de cette nouvelle discipline ont été progressivement établis. Soulé & Wilcox (1981), auteurs du premier essai scientifique sur la biologie de la conservation, la caractérisent comme une « discipline de crise » née du constat alarmant d'une érosion accélérée de la biodiversité. Brussard (1985), ajoute qu'elle résulte de l'évolution scientifique de la discipline qu'est l'« Histoire Naturelle » qui se dote d'un cadre théorique pour devenir l'écologie. L'écologie est la discipline maîtresse dont est issue la biologie de la conservation, Lhonoré (1999) parle d'ailleurs de « l'écologie conservatoire ». Bouché (1990) et Frontier & Pichod-Viale (1998), décrivent l'écologie comme une science qui a pour objet d'étude les organismes et les milieux, envisagés dans leurs interrelations et qui forment un système.

Soulé & Simberloff (1986), définissent la biologie de la conservation comme la « science de la rareté et de la diversité » qui, selon Barbault (2000), « aspire à passer du statut de science qui enregistre les catastrophes à celui de science d'action (...) qui permet non seulement de les réparer mais aussi de les anticiper », « une science qui élabore les bases conceptuelles et techniques pour éviter et corriger ces catastrophes ». Ses deux objectifs principaux sont l'évaluation des impacts de l'action de l'homme sur les systèmes naturels et le développement de solutions appropriées pour éviter l'extinction des populations et des espèces et éviter la dégradation des écosystèmes (Primack, 1993).

### ***Les deux courants majeurs de la biologie de la conservation***

Cette science présentée comme une discipline de synthèse est scindée en deux courants majeurs. Blondel (1995b), les décrit ainsi : « le premier s'intéresse à la conservation d'espèces particulières, de populations locales, de communautés ou d'espaces ; il s'appuie sur leur biologie pour intervenir. Le second aborde la question de façon holistique (prise en compte des différentes échelles) et fonctionnelle en partant de la théorie écologique ; le raisonnement se fait en termes de fonctionnement global des écosystèmes ».

#### ***L'approche déterministe***

L'approche déterministe s'appuie sur les 2 théories suivantes :

- **La théorie de la niche ('Niche theory')**

Hutchinson (1957; 1959), pose le premier les questions portant sur le concept de niche écologique, de coexistence entre espèces et de structure des communautés et donc de diversité spécifique. La théorie de la niche proposée par Mac Arthur & Levins (1967), prédit un assemblage déterministe des espèces en communautés, orienté vers un maximum d'homéostasie (capacité d'un système à conserver l'équilibre de fonctionnement en dépit des contraintes extérieures) et de résilience (capacité d'un écosystème ou d'une espèce à récupérer un fonctionnement et/ ou un développement normal après avoir subi un traumatisme).

La niche peut ainsi être définie comme étant l'ensemble des conditions dont l'espèce a besoin pour survivre, ou comme le mode de vie caractéristique de cette espèce, chacune tendant à occuper une niche lui permettant de limiter la compétition interspécifique. La théorie de l'occupation des niches est l'une des approches utilisées pour expliquer le nombre des espèces présentes dans une région et leurs abondances relatives (May, 1975; Vandermeer, 1969; Vandermeer, 1972). Tout écosystème possède une quantité limitée de ressources, et l'on peut supposer que certaines règles déterminent la manière dont elles sont utilisées. Les principes qui régissent la répartition des ressources entre les différentes espèces et la répartition de ces espèces entre les différentes niches, déterminent aussi le nombre des espèces qui peuvent coexister dans le système ainsi que l'abondance de chacune d'elles. Les espèces s'agrègent une par une au système selon des critères précis, par exemple : l'espèce investit des niches vides ou déjà occupées; la taille de la niche exerce ou non une incidence sur ses probabilités d'être envahie; etc....

- **La théorie de la biogéographie insulaire ou théorie des équilibres dynamiques (Mac Arthur & Wilson, 1967).**

La durée de vie d'une espèce locale n'étant pas indéfinie, toute communauté ou peuplement se caractérise par un renouvellement d'espèces, l'extinction de l'une laissant place à la venue d'une autre. La richesse spécifique des peuplements insulaires dépend donc de l'équilibre entre le taux d'immigration (fréquence à laquelle les nouvelles espèces arrivent) et le taux d'extinction (mortalité, émigration). Le taux d'immigration va diminuer au fur et à mesure que le nombre d'espèces établies sur l'île augmente et le taux d'extinction aura tendance à être accru par la compétition interspécifique.

L'application aux schèmes des peuplements insulaires prédit que cette diversité sera dépendante de la probabilité qu'une espèce parvienne sur une île et donc essentiellement de la distance entre cette île et le continent. Plus cette distance est grande, moins les espèces ont de chances d'atteindre l'île et de s'y implanter et le nombre d'espèces sur une île sera par conséquent plus faible que celui d'un territoire continental de même taille. Par ailleurs, les espèces établies sur de petites îles constituent des populations restreintes, ce qui les rend plus susceptibles d'extinction. Cette théorie met ainsi en avant une préoccupation majeure, la dynamique spatiale (répartition et structuration) des populations. Ce que cette approche désigne sous le vocable d'« île » n'est pas nécessairement une île au sens propre du terme. Les lacs peuvent être assimilés à des milieux insulaires, de même que des fragments d'habitat isolés de territoires similaires par un environnement défavorable pour les espèces considérées. La théorie de la biogéographie insulaire a par ailleurs servi de référent, afin de définir la configuration géographique de réserves pour lesquelles on pensait limiter les risques d'extinction principalement en luttant contre l'effet d'isolement (Diamond, 1975; Diamond & May, 1976; Frankel & Soule, 1981; Shafer, 1990). Cette théorie préconise, dans la définition d'aires de protection pour une surface protégée égale, qu'une seule grande réserve serait meilleure que plusieurs petites, car elle permet l'existence d'une plus forte diversité de micro habitats et favorise la survie d'espèces rares liées aux habitats de vaste superficie (Wilson & Willis, 1975).

Blondel (1995b), résume ces deux théories par le schéma suivant : « le processus majeur qui préside à la coexistence des espèces dans un même habitat, donc à la structuration des communautés (ou peuplements), est la compétition interspécifique qui règle, à travers des processus actuels ou passés, le partage des niches entre espèces ».

### *L'approche stochastique et probabiliste*

Elle réfute les insuffisances conceptuelles et l'irréalisme biologique de la généralisation de cette approche déterministe qui présume que les peuplements sont des systèmes clos en équilibre.

La théorie de la biogéographie a tout d'abord fait l'objet d'une controverse, notamment par le biais d'études empiriques qui ont montré que l'on pouvait sauvegarder davantage d'espèces rares sur plusieurs petites aires protégées que sur un unique grand espace (Järvinen, 1979; Simberloff & Gotelli, 1984).

Cette approche stochastique et probabiliste ne se base pas essentiellement sur le nombre d'espèces présentes, mais elle tient compte également des effectifs de populations, de leur aptitude de dispersion, du rôle de la rareté, de la démographie des populations, de leur génétique et de leur environnement (Blondel, 1995b).

Désormais, les communautés sont considérées comme des systèmes ouverts et variables qui ne sont pas uniquement régis par la compétition, mais également soumis aux hasards de colonisation, aux perturbations d'origine biotiques et abiotiques, à l'hétérogénéité spatio-temporelle, aux effets d'échelle et à l'importance des attributs spécifiques des populations concernées (Abele & Connor, 1979; Järvinen & Haila, 1983; Simberloff & Abele, 1982; Simberloff, 1980; Strong et al., 1983; Wiens, 1983).

Pour exemple, Blondel (1986; 1987; 1995a), définit le concept du « métaclimax » comme « l'ensemble des sous-systèmes successionnels déphasés les uns par rapport aux autres, mais tous également nécessaires au fonctionnement du système à l'échelle du paysage ». Il insiste de fait sur l'importance de cette hétérogénéité spatio-temporelle engendrée notamment par des perturbations spontanées, qu'elles soient d'ordre climatique, prédatrice, parasitaire, anthropique, etc.... (Pickett & White, 1985; Sousa, 1984), qui, dans le cas d'un massif forestier par exemple, produiront une succession asynchrone de séries d'habitats de structure différente à des stades divers de développement. Une espèce qui verra son habitat se transformer, pourra alors trouver dans la limite de son aire de dispersion, un autre habitat proche de celui qu'elle devra quitter. Les perturbations d'origine naturelle, imprévisibles et probabilistes dans des forêts de vaste espace, peuvent être aujourd'hui « reproduites » de manière artificielle dans des forêts aménagées (Blondel, 1995a). A contrario de l'approche déterministe, les perturbations sont considérées comme un mécanisme essentiel au maintien de la biodiversité spécifique (Hartshorn, 1978; Sousa, 1984; Strong, 1977).

## ***1. 2. La diversité biologique***

L'expression « Diversité Biologique » a été inventée en 1980 par Thomas Lovejoy, biologiste américain spécialiste de l'Amazonie. Biodiversité, contraction de « diversité biologique » est un néologisme de W.G. Rosen, intuité lors de la préparation du *National Forum on Biological Diversity* organisé par le National Research Council en 1986. C'est ensuite Wilson & Pete, (1988), qui les premiers publièrent ce mot en intitulant le compte rendu de ce forum, le mot « Biodiversity » ayant été jugé plus efficace en terme de communication. Wilson (2000), la définira comme la diversité de toutes les formes du vivant.

Certains parlent aujourd'hui de la théorie de la biodiversité dont les deux principaux objectifs seraient de comprendre la structuration des systèmes naturels, leur fonctionnement et les mécanismes qui ont permis leur mise en œuvre. Barbault (1997), la qualifie de véritable « concept en émergence » « qui déborde le champ de la biologie pour interpeller l'Homme – l'Homme dépendant de la biodiversité et cause de son érosion accélérée, l'Homme responsable devant les générations futures de sa gestion des ressources de la planète ».

Depuis 1992, le terme et le concept sont très utilisés par les scientifiques, les biologistes, les écologues, les écologistes, les dirigeants politiques et les citoyens. L'utilisation du terme coïncide avec la prise de conscience de l'extinction d'espèces au cours des dernières décennies du XX<sup>e</sup> siècle.

### ***Les niveaux de la biodiversité***

La biodiversité est généralement évaluée à trois niveaux : gènes, espèces et écosystèmes. Ces niveaux reliés entre eux, sont suffisamment distincts pour que chacun puisse être étudié seul. Cette articulation en trois paliers est commode et bien utile pour les besoins des recherches. Qu'elles soient théoriques ou expérimentales, la majorité des études s'intéressent au niveau spécifique (celui des espèces), car c'est le niveau le plus abordable tant sur le plan conceptuel que pratique.

- **La diversité génétique**

La diversité génétique représente la variabilité au niveau des gènes. Elle peut se mesurer pour différents assemblages d'individus : population, espèce, communauté écologique, biome, etc. L'assemblage étudié est fonction des variables examinées et des objectifs de l'étude. Toutefois, quel que soit l'assemblage considéré, la diversité génétique se révèle généralement extraordinairement foisonnante.

Wilson (2000), désigne la diversité génétique comme la variation biologique fondamentale, bien que chaque niveau d'organisation plus élevé fasse apparaître des phénomènes nouveaux, comportant leurs règles propres d'état d'existence, et compréhensibles à la condition de s'intéresser à la totalité des unités qui le composent.

- **La diversité spécifique**

L'espèce est l'unité qui offre la meilleure prise à la conceptualisation. La diversité spécifique prend en compte le nombre d'espèces d'un peuplement (sa richesse spécifique) mais également l'abondance relative de chacune d'elles. Divers indices, tels que l'indice probabiliste de Simpson ou l'indice de Shannon, sont utilisés pour la mesurer.

- **La diversité écosystémique**

La diversité écosystémique caractérise des écosystèmes définis comme des ensembles formés par une communauté d'êtres vivants (biocénose) et leur environnement géologique, pédologique et atmosphérique (biotope). Ces éléments constituant l'écosystème développent un réseau d'interdépendances permettant le maintien et le développement de la vie. L'approche écosystémique est une façon de percevoir à la fois l'arbre et la forêt, sans que le premier masque la seconde. L'arbre est perçu comme une configuration d'interactions appropriée aux conditions de vie dans la forêt en compagnonnage avec d'autres arbres qui forment sa niche écologique.

Blondel (1995b), critique l'usage du concept de biodiversité et en parle en terme de « coquille vide » où chacun y met ce qu'il veut, dénonçant les dangers de confusion car ne se référant à aucun phénomène nettement défini. Elle prend en effet un sens bien différent selon les perceptions sociales propres à chacun et la communauté scientifique n'en représente qu'une infime partie. Un agriculteur la traduira par des variations en terme de sols, de terroirs, de variétés cultivées alors qu'un industriel y verra un réservoir de gènes pour les biotechnologies ou encore un ensemble de ressources biologiques exploitables. La vision du grand public se restreint elle à la variété des paysages et des espèces charismatiques menacées de disparition. Aubertin (2000), lui donne la force des « mots valises » capables d'emporter l'adhésion de tous, chacun s'en faisant son image.

Semblant s'appuyer sur un « concept flou » la biologie de la conservation peut ainsi apparaître à certains comme une chimère, un pont improbable entre la science et la gestion, Blondel, (1995b), ne la justifiant que si elle « contribue réellement à enrayer les processus d'érosion de la diversité biologique ou de dysfonctionnement des écosystèmes, donc qu'elle allie la théorie à la pratique ». Des actions doivent alors être menées bien que face à l'urgence des mesures à prendre, la base théorique scientifique reste encore bien fragile (Haila & Kouki, 1994).

Il est indispensable dans une problématique de conservation d'établir un lien entre les gestionnaires et les scientifiques. Les premiers qui auront une très bonne connaissance locale du terrain, fourniront des éléments indispensables pour les seconds, afin d'établir les concepts essentiels à la mise en œuvre d'un programme de conservation réaliste et efficace, intégrant les différentes composantes et résultantes possibles liés à son application. Barbault (2000), souligne que « la grande leçon qu'apporte la biologie de la conservation, c'est qu'en matière de recherche tout succès véritable passe par un dialogue respectueux entre praticiens et théoriciens ».

### ***1. 3. Origine et définition de l'espèce***

Le Guyader (2002), relève que Darwin lui-même, dans son livre « L'Origine des espèces », n'en donne pas une définition claire. C'est une notion très ancienne qui n'a cessé d'évoluer jusqu'à nos jours. Au XVIIIe siècle, les espèces étaient considérées comme le résultat de la création divine et, à ce titre, existaient en tant que réalités objectives et immuables. Puis le naturaliste Ray (1627-1705) en donna la première définition moderne : " C'est une unité systématique qui réunit des individus vivants capables de se croiser entre eux et de donner



naissance à une progéniture féconde " (dans Bardat, 1994). En paléontologie, le concept d'espèce repose sur la notion de ressemblance (ou au contraire de degré de différence) des caractères anatomiques, les autres options n'étant pas vérifiables.

Depuis l'avènement de la génétique, la définition la plus communément utilisée est issue de l'ornithologue (Mayr, 1942) qui définit l'espèce biologique comme un groupe de populations naturelles au sein duquel les individus peuvent, réellement ou potentiellement, échanger du matériel génétique ; toute espèce est séparée des autres par des mécanismes d'isolement reproductif.

### ***1. 3. 1. Difficultés inhérentes au concept d'espèce***

Le problème se complique également du fait des questions d'interfécondité présente ou absente, et pas toujours aussi tranchée que dans les manuels. Des populations A1, A2 peuvent être interfécondes, ainsi que A2 et A3 .... An-1 et An, mais on peut avoir à un moment des populations « filles » qui ne sont plus interfécondes avec la ou les populations d'origines. C'est le cas chez le Pouillot verdâtre (*Phylloscopus trachiloides*), dont 5 sous-espèces évoluent en Asie et dont les aires de répartition se chevauchent 2 à 2. Les 2 sous-espèces extrêmes cohabitent dans les monts Altaï mais ne sont pas interfécondes (Bardat, 1994).

L'interfécondité ne permet donc pas de dire qu'il s'agit de mêmes espèces tandis que la non-interfécondité suffit à dire qu'il s'agit d'espèces différentes. Cette non-interfécondité doit être recherchée aussi et surtout dans les descendants : chevaux et ânes sont interféconds mais leurs hybrides mule et mulet, bardeau ou bardot, le sont rarement. Les deux populations forment donc des espèces différentes.

Apparaissent alors d'autres termes s'appliquant à des cas particuliers, que la notion d'espèce ne réussit à définir. On parle par exemple d'« écotype » ou « éco-phénotype » (Turesson, 1922) qualifiant la réponse (pour certains génétique) d'une espèce aux caractéristiques de son habitat qui ne sera pas isolé de l'habitat commun le plus fréquenté par l'espèce originelle. Lorsqu'il existera un isolement géographique relatif ou total on parlera d'« éco-espèce » ou de « coénoespèce ».

Différents processus d'isolement reproductif ont été identifiés, il y a les mécanismes prézygotiques empêchant la rencontre des gamètes (isolement comportemental, temporel, écologique, mécanique, gamétique) et les post-zygotiques impliquant l'arrêt du flux génique malgré la fécondation (léthalité, stérilité ou faible fertilité des hybrides). Et selon un degré d'isolement géographique et écologique de 2 espèces-sœurs, on caractérisera une spéciation allopatrique, parapatrique ou sympatrique.

### ***1. 3. 2. Notion d'espèce en biologie de la conservation***

Il devient alors, dans cet imbroglio de cas particuliers de phénomènes de spéciation, d'interfécondité et de fertilité des hybrides, difficile de s'y retrouver et de déterminer de manière universelle si dans un lieu et à un temps donné tel groupe d'individus constitue une espèce, une sous-espèce ou autre. C'est pourtant sur ce concept que se base en grande partie celui de la biodiversité, et donc la biologie de la conservation où l'on caractérisera la rareté

d'une « espèce » pour justifier d'un programme de restauration ou de réintroduction. Des controverses, sur l'assignation d'un statut taxonomique à un groupe, ont déjà eu cours lorsqu'il s'agissait de décider de définir un statut UICN pour une espèce et des opérations de conservation à réaliser.

C'est le cas pour le Loup rouge (*Canis rufus*), classé en danger critique d'extinction en Caroline du sud (Etats-Unis) et qui fait l'objet de mesures intensives de conservation (contrôle de consanguinité, croisements en captivité, réintroduction dans son milieu naturel). Une première étude génétique de Wayne & Jenks (1991), portant sur les microsatellites, le classe comme un hybride entre le Loup gris (*Canis lupus*) et le Coyote (*Canis latrans*), dont on trouve également des groupes de population au Minnesota et au Sud Québec (ce qui ne va pas dans le sens de mesures de conservation à prendre). Une deuxième étude le définit comme une « unité de conservation distincte » car fortement apparenté avec une sous-espèce naine de Loup gris, le Loup d'Algonquin ou loup de l'Est (*Canis lupus lycaon*), qui justifie les mesures prises sur cette population relictuelle (Frankham *et al.*, 2002).

Il s'est posé également cette question pour la chouette tachetée (*Strix occidentalis*) existant sous 3 formes, la nordique, la californienne et la mexicaine. La réponse a été apportée par une double étude sur l'ADN nucléaire et mitochondrial qui a distingué majoritairement la forme mexicaine des 2 autres formes qui « s'hybrident » *in natura*. La forme nordique étant en danger critique d'extinction, il a été décidé de l'associer à la forme californienne en une « unité de conservation » qui ferait l'objet de mesures de protection (Barrowclough *et al.*, 1999).

### ***1. 3. 3. Concept de l'Espèce-Clé de Voûte***

C'est Paine (1966; 1969), qui inventa ce concept d'espèce-clé de voûte qu'il définit comme une espèce dont l'activité et l'abondance vont maintenir durablement le fonctionnement d'un système avec une biodiversité maximale. Ce postulat de l'existence d'espèces plus importantes que d'autres, dites « espèces structurantes », arrivait à point nommé pour les scientifiques et les gestionnaires qui ne pouvaient porter leur attention que de manière subjective sur quelques espèces parmi une multitude composant un système écologique. Bien que pouvant paraître un outil pratique de prime abord pour les écologues, ce concept a évolué, car il désignait principalement les espèces prédatrices, des sommets des chaînes trophiques, qui en limitant la prolifération d'espèces compétitivement dominantes, permettait leur coexistence avec d'autres.

Ont été ensuite désignées comme espèces-clé de voûte, les pollinisateurs et autres disperseurs de graines permettant le renouvellement et l'expansion des plantes producteurs primaires et « ressources-clé » (espèces mutualistes) (Gilbert, 1980; Terborgh, 1986). Puis Jones *et al.* (1994), proposèrent les espèces dites « agenceurs écosystémiques », comme les arbres, les castors, les éléphants qui par leur action trophique et/ou mécanique étaient reconnus comme des modificateurs du milieu. Enfin Risch & Carroll (1982), élargirent encore cette catégorie aux prédateurs non spécialisés, comme la fourmi de feu (*Solenopsis germinata*) qui elle au contraire, par son action prédatrice réduisait l'effectif et la richesse spécifique d'un peuplement d'arthropodes. Cette définition d'espèce-clé de voûte fut alors décriée comme encore trop floue (Mills *et al.*, 1993), et c'était sans compter notre manque de compréhension des fonctionnements complexes des écosystèmes. Finalement, Paine (1980; 1992),

considèrera qu'il est préférable de s'intéresser aux interactions fortes entre espèces au sein d'un écosystème plutôt que de rechercher quelques espèces-clé. Barbault (1995), soulignera également très justement que l'Homme n'apparaît pas dans la typologie des espèces-clé de voûte et qu'il n'est « pas étonnant – et révélateur – que l'on fasse du castor le paradigme de l'agenceur écologique plutôt que l'homme ». C'est un des exemples qui illustre la vision occidentale de la place de l'Homme dans la Nature.

#### ***I. 4. Extinctions***

Depuis toujours des individus naissent, vivent puis meurent et il en est de même pour les espèces, c'est un processus naturel que l'extinction d'une espèce. La crise de la biodiversité et la biologie de la conservation ne reposent évidemment pas sur ce constat, mais sur l'accélération prodigieuse de ce phénomène. Il y a eu cinq grandes extinctions de masse entre 500 millions et 65 millions d'années avant notre ère, dont les causes exactes ne sont pas bien définies (chute d'astéroïde, éruption volcanique, bouleversements géologiques, modification des courants océaniques, changements climatiques, entraînant des réactions en chaîne comme les effondrements d'écosystèmes...). Certains avancent que la biodiversité actuelle ne représente pas plus de 1% de toutes les espèces ayant vécu par le passé. La fin du Pléistocène est une période qui a vu s'éteindre un grand nombre d'espèces et dont les causes avancées sont l'Homme et/ou un changement climatique (Barbault, 1997), sans savoir si ces dommages ont agi directement sur les espèces ou si elles se sont éteintes suite à la dégradation de leur milieu. Certains scientifiques estiment que nous traversons actuellement une sixième crise d'extinction massive, les espèces disparaissant à un rythme apparemment deux fois plus important que celui des extinctions naturelles et 100 fois plus important si on ne considère que les mammifères et les oiseaux (Reid & Miller, 1989). Des prédictions, encore plus alarmantes, indiquent que ce rythme devrait considérablement augmenter au cours de ce siècle sous l'effet des activités humaines. Une érosion massive est irréversible, chaque espèce étant le fruit d'une histoire de vie ne pouvant être reproduite et la paléontologie souligne qu'il faut environ 10 millions d'années pour retrouver le niveau antérieur de diversité des espèces suite à une phase d'extinction massive, cette diversité biologique différant fortement de la précédente (Loreau, 2005).

##### ***I. 4. 1. Les processus déterministes***

Les processus déterministes caractérisent les extinctions qui n'impliquent pas de phénomènes aléatoires et qui pour la plupart sont la résultante de perturbations d'origine humaine (Groombridge, 1992; Thomas, 1994). Ce peut être par prélèvement direct comme la chasse ou la pêche, ayant tendance à toucher les vertébrés de grande taille, qui attirent plus l'attention de l'homme, et qui généralement pourraient néanmoins se maintenir dans des habitats subissant des changements environnementaux si ces espèces n'étaient persécutées (Barbault, 1997). L'histoire fournit de nombreux exemples de la façon dont l'exploitation, notamment guidée par une préférence humaine, a conduit à la réduction puis jusqu'à l'extinction locale d'une espèce auparavant abondante (Rosenzweig, 1995; Vermeij, 1993). L'intervention humaine peut également être indirecte et c'est le cas pour la modification de l'habitat allant quelques

fois jusqu'à sa destruction. Par le développement de son activité, l'homme en colonisant et exploitant un territoire, transforme le milieu, le réduit, le fragmente influant ainsi profondément sur la dynamique spatiale d'une population et son utilisation des ressources, la condamnant souvent à l'extinction si elle ne peut trouver refuge ailleurs. Selon Vitousek *et al.* (1997) et Macnelly & Strahm (1997), la destruction des habitats est la première cause d'extinction devant les introductions d'espèces qu'il est habituel de séparer dans ces processus déterministes des pressions exercées sur l'habitat. Cependant l'introduction d'espèces par l'homme, est une perturbation de l'écosystème et donc de l'habitat car l'arrivée d'une espèce « étrangère », mettant en danger les espèces autochtones, constitue une modification environnementale. Nous verrons par la suite un exemple de ce que peut produire parfois l'introduction d'espèces exotiques notamment sur les endémiques. Outre l'impact de prédation ou d'exploitation des mêmes ressources trophiques et/ou refuge, il peut y avoir tout un cortège de pathogènes et de parasites auxquels les espèces natives peuvent « ne pas être préparés ». L'homme n'a d'ailleurs fait que copier la nature dans l'histoire de sa conquête de nouveaux territoires, en transmettant par exemple tout un cortège de maladies, aux Amérindiens.

Il y a enfin les extinctions naturelles dans le cadre notamment des successions végétales qui peuvent être plus ou moins locales si les facteurs environnementaux empêchent la dissémination des graines des espèces concernées (Barbault, 1997).

#### ***I. 4. 2. Les processus stochastiques***

Chesson (1978), Lebreton (1981), et Shaffer (1987) ont défini 3 types de phénomènes stochastiques présentant des variabilités aléatoires ayant leur importance dans les processus d'extinction d'une espèce (Caughley, 1994).

***La stochasticité environnementale*** résulte des variations aléatoires du climat, des ressources trophiques et autres facteurs abiotiques, le climat pouvant avoir une incidence forte sur les ressources alimentaires. Certains paramètres démographiques, comme la natalité et la mortalité, sont parfois fortement modulés par ces facteurs, on parle d'ailleurs de « mauvaise année » lorsqu'il y a un manque évident de ressource trophique.

Encore plus dévastatrices peuvent être les catastrophes naturelles telles que les inondations, les éruptions volcaniques, les sécheresses, les grands incendies.

***La stochasticité démographique*** est caractérisée, (en « l'absence de variations environnementales »), par le jeu du hasard des variations des taux de reproduction et de survie dans une population, paramètres qui dépendent du développement, de la physiologie des organismes, de la sex-ratio, de l'occurrence de maladies, etc....

Le scénario dans lequel des populations à faible effectif sont affectées par une relation positive entre le taux d'accroissement et la densité est appelé effet Allee (Courchamp *et al.*, 1999). Certaines populations de petite taille ou faible densité peuvent subir un recrutement moindre, ou une mortalité supérieure, aboutissant à une nouvelle décroissance de la taille (ou baisse de la densité). Le point final de cette réaction en boucle est la plupart de temps l'extinction de la population.

**La stochasticité génétique** caractérise les variations de la composition génétique d'une population, résultant essentiellement des variations de la reproduction (dérive génétique).

A chaque disparition d'une espèce, on essaye généralement d'en trouver la raison, il faut cependant garder à l'esprit qu'il est délicat de prétendre identifier avec précision et certitude la cause de sa disparition, car elle est généralement la combinaison de plusieurs facteurs dont il est encore plus difficile de quantifier les rôles respectifs.

#### ***1. 4. 3. Le cas particulier des introductions d'espèces envahissantes***

Williamson (1996), définit les invasions biologiques comme un accroissement durable de l'aire de répartition d'un taxon, étant reconnu comme un phénomène naturel à l'échelle des temps géologiques. Mais durant les 5 derniers siècles, par le biais du développement des explorations et du commerce maritime, un grand nombre d'espèces végétales et animales ont été introduites par l'homme dans la quasi-totalité des écosystèmes du globe. De par la multiplication des voies de communication et l'intensification des trafics routier, ferroviaire, maritime et aérien, la fréquence des introductions d'espèces allogènes, qu'elles soient volontaires ou non, augmente inexorablement. Même si l'on peut penser que le nombre d'individus introduits reste minime (et peut être trop faible pour constituer une population viable), il est de fait que ce trafic intense permettant des introductions répétées, fait augmenter la probabilité d'installation durable d'une espèce allogène (Di Castri, 1989). En Nouvelle Calédonie, par exemple, depuis 1950, plus d'une centaine d'espèces de vertébrés et près de 800 espèces de la flore vasculaire ont été introduites (Gargominy *et al.*, 1996).

Autrefois les introductions délibérées avaient généralement un but utilitaire, dans le souci d'accroître localement le potentiel d'espèces utiles à l'homme, comme les espèces animales domestiques, mais aussi énormément de plantes (maïs, manioc, pomme de terre, tomate, tabac, haricots, etc...). Aujourd'hui, elles ont pour beaucoup une vocation ludique (chasse, pêche, oisellerie, aquariophilie...) ou sont parfois accidentelles, lorsque des animaux s'échappent d'un élevage : le vison d'Amérique (*Mustela vison*) en Bretagne et dans les Pyrénées Occidentales ; l'esturgeon sibérien (*Acipenser baeri*) passé du bassin de pisciculture à celui de la Garonne lors des crues de 1999 ; l'ibis sacré (*Threskiornis aethiopicus*) sur les bords du golfe du Morbihan. En Europe par exemple, plus d'un tiers de la faune piscicole est composée d'espèces introduites (Cowx, 1997). Pascal & Chapuis (1999), notent que dans le cas d'introductions d'espèces exogènes, les conséquences environnementales, comme le déclin des espèces autochtones sont généralement connues, mais ce qui l'est beaucoup moins, ce sont « les modifications irréversibles des mécanismes régissant le fonctionnement des écosystèmes hôtes et les conséquences à terme quant à leur résilience après intervention ».

Ces espèces invasives, considérées comme telles à partir du moment où elles posent des problèmes de conservation de la biodiversité, de santé publique, ou d'impact économique, sont particulièrement dommageables aux écosystèmes des milieux insulaires (Atkinson, 1985). D'après Caloi *et al.* (1988), le taux d'endémisme d'un milieu insulaire est lié à son degré d'isolement aussi bien temporel que géographique. Les écosystèmes insulaires, présentant généralement un fort taux d'endémisme et une structure plus simplifiée, sont d'autant plus fragilisés par les phénomènes d'invasions (Lodge, 1993).

Les travaux de Williamson (1996), indiquent que 90% des invasions ont été des échecs (la cause majeure étant de nouvelles conditions environnementales défavorables) et parmi celles qui ont réussi, 90% ne semblent pas avoir généré de réels problèmes. Nous manquons cependant de recul quant aux introductions récentes dont des effets désastreux pourraient apparaître sur le long terme et nous ne sommes pas non plus capables d'appréhender toutes les incidences liées à l'arrivée d'une espèce dans un nouvel écosystème.

Parmi les constats visibles, il y a la catastrophe écologique provoquée par l'introduction récente (1954 et 1957) de la perche du Nil (*Lates niloticus*) dans le Lac Victoria où l'on pouvait trouver plus de 300 espèces de Cichlidae (*Haplochromis*) dont 99% d'endémiques (Witte *et al.*, 1992; Witte *et al.*, 1995). Vers 1990, 200 espèces d'*Haplochromis* avaient disparues et la plupart des 100 autres étaient en forte régression, le tonnage de la pêche de perche du Nil étant d'environ 300 000 tonnes. La disparition des espèces se nourrissant des algues a provoqué la prolifération de ces dernières conduisant à une anoxie progressive du lac. Le cannibalisme de la perche développé à outrance de par la raréfaction des autres espèces proies mène à une déstructuration en âge de sa population. Pascal *et al.* (1997), soulèvent également le problème de la perche en tant qu'espèce hôte allochtone potentiel disséminateur de pathogènes (virus, bactéries, parasites), et qui pourrait de plus participer au processus de formation de couples pérennes hôte-pathogène dont on ne connaît encore les conséquences au niveau sanitaire. Cependant certains se frottent les mains quant au succès économique de cette introduction lié notamment à la forte valeur commerciale de ce produit qu'est devenue la perche du Nil. En effet les filets de perche sont très appréciés en Europe et en Asie tant et si bien qu'il ne reste sur place que les têtes de poissons, après leur passage dans les filets des pêcheurs (Sauper, 2005).

## ***I. 5. Réintroductions***

La biologie de la conservation a été précédemment présentée comme une science d'action qui ambitionne de réparer les « catastrophes » mais aussi de les anticiper afin de les éviter, ce dernier cas pouvant être considéré comme prioritaire. Certains pensent qu'il est plus essentiel de mener des programmes de conservation pour protéger et maintenir les populations naturelles existantes que des projets de réintroduction moins fiables et efficaces et nettement plus coûteux au plan économique (Rozier, 1999; Sarrazin, 1999). Il est certes précautionneux de penser à l'idée d'une réintroduction avant qu'il ne reste plus assez d'animaux dans un milieu dégradé, mais la réalité propre à chacune de ces situations impose bien souvent ses contraintes. Il faut alors les considérer au cas par cas, qu'il s'agisse de l'espèce concernée, de la faisabilité du projet, des moyens que l'on dispose et que l'on se donne pour le réaliser. Selon les prérogatives de l'U.I.C.N., il est prioritaire d'identifier les causes ayant entraîné la réduction de la population voire sa disparition avant d'effectuer tout programme de réintroduction. Si on ne peut réduire ou éliminer ces facteurs responsables on augmente alors fortement la probabilité d'échec du projet. Et parfois la détermination des causes exactes d'une disparition est extrêmement délicate, ce qui fut le cas du papillon bleu (*Maculinea arion*) en Grande Bretagne, dont la survie des chenilles dépend de leur « adoption » par une colonie de fourmis (Thomas, 1977). S'ensuit une relation très complexe entre la hauteur du couvert végétal, et donc la présence de lapins, qui induit un microclimat au sol favorisant une

espèce de fourmis particulière (*Myrmica sabuletti* ou *M. scabrinodis*) influant fortement sur le taux de survie des chenilles, dépendant également lui-même de la structure sociale de la fourmilière. C'est alors une compréhension écologique des causes du déclin de la population qui permirent de restaurer les populations de *M. sabuletti* et le succès de la réintroduction du papillon bleu qui avait auparavant maintes fois échoué (Barbault, 1997). Pour le vautour fauve et le vautour moine dans les Causses de Lozère, disparus respectivement au début du XXème siècle et peu après la seconde guerre mondiale, c'est principalement la méconnaissance de ces espèces et les croyances dont ils étaient victimes qui causèrent leur massacre et leur disparition. La réintroduction, à partir d'individus provenant de parcs zoologiques, a été menée avec succès et bénéficie aujourd'hui aux bergers et à l'écotourisme. La réintroduction d'espèces passe de plus en plus par la conservation *ex situ* qui apparaît à certains comme une démarche complémentaire de la conservation *in situ* et non comme une alternative. Lorsque la dégradation de l'habitat est la cause principale d'une forte régression d'une espèce menacée, ils préconisent de conserver certains spécimens en captivité tout en prenant des mesures de restauration de leur habitat d'origine. Un des succès mis en avant du fait d'une réintroduction à partir d'animaux d'élevage d'une espèce en voie de disparition, fut celle du bison d'Amérique (*Bison bison*) et du bison d'Europe (*Bison bonasus*) (Campbell, 1980; Conway, 1980; Krasinski, 1967; Pucek, 1986). Cependant des études menées sur des programmes d'élevage montrent une autre réalité; Wemmer & Derrickson (1987), attribuaient trois échecs pour une réussite quant à la constitution d'une population viable de mammifères issus d'un élevage en captivité. La majorité des élevages de vertébrés et d'invertébrés ne permettent pas d'obtenir des résultats satisfaisants quant à la reproduction et la survie de la population (Conway, 1986; Rahbek, 1993). Bien que cette méthode soit aujourd'hui largement utilisée, elle comporte ses travers auxquels il faut pallier. L'élevage en captivité pose la question de l'évolution de l'espèce dans un espace confiné différent du milieu naturel et des changements qui peuvent affecter les individus devant être réintroduits (Zecchini, 2002). Il y a généralement une modification de l'environnement physique et biologique qui va de l'artificialisation de l'habitat à l'exposition possible à des agents infectieux et pathogènes inhabituels, en passant par une surprotection vis-à-vis de prédateurs, un changement du régime alimentaire, une structure sociale inhabituelle, une exposition toute particulière à la présence humaine, ainsi que les problèmes inhérents à la dépression génétique (Bush *et al.*, 1993; Danielle & Murray, 1986; Derrickson & Snyder, 1992; Fleming, 1994; Jacobson, 1993; Merola, 1994; Millam *et al.*, 1988; Myers *et al.*, 1988; Ralls & Ballou, 1983; Setchell *et al.*, 1987; Snyder *et al.*, 1994; Yamamoto *et al.*, 1989).

Avant de réintroduire une espèce, et connaissant les causes de son déclin, il faut déterminer les facteurs qui lui permettent de constituer une population viable *in natura*. Une grande partie des recherches porte sur la diversité génétique des populations réintroduites et sur les risques liés à la dérive et la consanguinité mais cet aspect ne doit pas masquer le besoin d'une connaissance de l'écologie de l'espèce (Barbault, 1997). Nous avons vu auparavant quelles pouvaient être les causes d'extinctions, notamment stochastiques ayant un effet non négligeable sur les petites populations. Il est donc essentiel de tenir compte de tous les paramètres capables d'affecter la viabilité d'une population, notamment l'éthologie de l'espèce permettant d'appréhender les processus démographiques qui influent sur la viabilité de telles populations restaurées (Anthony & Blumstein, 2000). Ce cadre de réflexion démographique est d'autant plus structurant que tous les facteurs pouvant affecter la viabilité

de ces populations, qu'ils soient environnementaux (au sens large et incluant le cas échéant les activités humaines), comportementaux ou génétiques, agissent nécessairement au travers des paramètres démographiques de survie, de reproduction et/ou de dispersion (Sarrazin, 1999). Ainsi, le suivi de la population, parfois négligé (Ostermann *et al.*, 2001), n'en sera que plus important, permettant à la fois d'approfondir nos connaissances sur les aspects démographiques mais également d'estimer le succès de l'opération et surtout d'évaluer les méthodes employées (Barbault, 1997). Une théorie générale ne pouvant convenir à une si large palette de cas particuliers, la biologie de la conservation doit s'enrichir des expériences d'effondrements de populations, de restaurations d'écosystèmes et de réintroductions d'espèces qui sont malgré tout autant de situations pour apprendre et progresser (Sarrazin & Barbault, 1996). Nombreuses sont les disciplines cependant, touchant à la biologie d'une espèce, dont on dispose et qui peuvent contribuer à la réussite d'un programme de conservation.

## ***I. 6. La génétique en Biologie de la Conservation***

### ***I. 6. 1. Postulats en vigueur***

La diversité génétique est généralement appréhendée comme la diversité biologique au niveau populationnel. Herzog (2000), dit qu'elle est le fondement de la stabilité et de l'adaptabilité des populations et donc un facteur de première importance en biologie de la conservation pour les espèces menacées. La perte de diversité génétique (consanguinité et dérive) généralement liée à la réduction de l'effectif d'une population est, selon certains, une des causes majeures des extinctions, surtout pour les petites populations (Ballou, 1997; Caughley & Gunn, 1996; Frankel & Soulé, 1981; Hedrick & Kalinowski, 2000). La faible variabilité génétique ne permettrait pas aux organismes de continuer d'évoluer pour s'adapter aux modifications du milieu (Frankel & Soulé, 1981; Wang & Ryman, 2001). La consanguinité a deux effets liés mais distincts : la diminution de l'hétérozygotie moyenne et la dérive génétique. Elle conduit à l'homozygotie et nous apparaît comme un phénomène frappant du fait qu'elle s'exprime chez l'homme par des maladies génétiques. Elle a été constatée également pour la population isolée de lions du cratère de Ngorongoro, qui a subi une épizootie en 1962, et a vu son effectif diminuer très fortement. L'homozygotie engendrée a été reliée à des malformations au niveau des spermatozoïdes et influerait donc de manière néfaste sur le succès à la reproduction de cette petite population (Packer *et al.*, 1991). Cette homozygotie est d'ailleurs opposée à l'hétérosis ou « vigueur des hybrides » caractérisant la descendance de croisement d'individus les plus éloignés génétiquement. Coltman *et al.* (1999), ont ainsi montré chez le mouton de Soay (*Ovis aries*) une résistance moindre, des individus consanguins, à des parasites tels que des nématodes gastro-intestinaux notamment *Teladorsagia circumcincta*. Nématodes qui eux même présentent une résistance différentielle selon leur génotype à des traitements antihelminthiques aux benzimidazoles (Leignel & Humbert, 2000). Ajouté à cela la dérive génétique, particulièrement efficace dans les petites populations, contribue à l'élimination d'allèles, à une baisse du polymorphisme et donc à la perte de cette potentialité adaptative des gènes (Frankham *et al.*, 2002; Hedrick & Kalinowski, 2000).



Tous ces méfaits génétiques s'avèrent d'autant plus redoutables que l'effectif de la population est faible, et c'est ainsi que fut éditée la loi empirique du 50/500 (Frankel & Soulé, 1981; Soulé & Wilcox, 1981). 50 est le nombre d'individus minimum nécessaire pour que la consanguinité de la population reste à un niveau acceptable et ne soit pas dommageable pour la survie de l'espèce. 500 est le nombre minimum d'individus nécessaire empêchant une dérive génétique trop importante pouvant réduire le capital adaptatif de la population.

### ***I. 6. 2. Controverses sur le rôle de la génétique***

Cette théorie fait cependant l'objet d'une controverse avec ceux qui pensent que l'effondrement d'une population est issu de processus démographiques survenant au hasard. Les fluctuations de la natalité, de la mortalité, de la sex-ratio peuvent engendrer une chute de l'effectif, surtout chez les espèces polygames (Saether *et al.*, 2004). Selon le système d'appariement et l'organisation sociale de l'espèce, il peut par la suite devenir plus délicat pour les individus, alors que la population est réduite, de se protéger et de se reproduire (effet Allee) (Courchamp *et al.*, 2000; Lande, 1988; Moller & Legendre, 2001). Cette réduction de la population pourrait alors aggraver des problèmes génétiques, créant ainsi un phénomène de « spirale d'extinction » (Tanaka, 1997; Tanaka, 2000). C'est le cas pour la population de guépards (*Acinonyx jubatus*) pour laquelle le taux élevé de la mortalité infantile était attribué à des problèmes de consanguinité. Caro & Laurenson (1994), ont démontré que le faible taux de survie des jeunes était lié à la prédation de ces derniers par les lions, les hyènes et autres accidents et abandons. Tanaka (2000), ne cite qu'un seul cas où une étude démontre la contribution de la dépression de consanguinité à l'extinction d'une population naturelle de Damier du Plantain (*Melitaea cinxia*) (dans Saccheri *et al.*, 1998).

Il existe par contre de nombreux exemples de populations, génétiquement appauvries, mais qui semblent très bien se porter comme l'éléphant de mer septentrional (*Microunga angustirostris*), le daim (*Dama dama*), le bison européen (*Bison bonasus*), le bison nord-américain (*Bison bison*), le mouflon (*Ovis gmelini*) aux Kerguelen. On sait pour le daim et l'éléphant de mer que le très faible taux de polymorphisme les caractérisant est dû à l'effet de goulet subi par ses populations, qui s'en sont très bien remises par la suite. Quant à l'escargot arboricole de Floride (*Liguus fasciatus*), il est lui quasi dépourvu de diversité génétique et présente pourtant une forte variabilité morphologique.

Les effets de la consanguinité et de la dérive génétique sont toujours présentés en termes de multiplication de gènes délétères et de perte de gènes pouvant être source d'adaptation. Or la consanguinité peut également engendrer une homozygotie « positive » dans le cas où elle élimine des gènes défectueux et le capital génétique de la population ne s'en trouvera que renforcé. La dérive génétique, par le tri aléatoire de certains allèles, permettra également parfois l'élimination d'allèles délétères. La propagation de « bons » gènes par appariements consanguins a été une méthode utilisée pour un programme de reproduction en captivité de la gazelle de Speke (*Gazella spekei*) (Templeton & Read, 1984). D'autres travaux (Lacy, 1992) ont démontré la forte variation non prédictible des effets de la consanguinité chez la souris.

Enfin, Gray (2000), souligne très justement que la diversité génétique caractérise pour un généticien une espèce ou un groupe d'espèces et se restreint à une séquence d'ADN du génome. Il est aisément compréhensible que cette limitation à des sous ensembles est quasi

inévitable pour pouvoir faire des comparaisons, mais de fait ce concept de diversité génétique ne prend sens que dans le cadre de ces comparaisons. Et il ne faut pas occulter que l'image que nous avons au niveau du polymorphisme génétique d'une espèce ou d'une population, n'est peut-être qu'un « reflet flou, ou même distordu, de la variété génétique réelle » (Gray, 2000). Or actuellement on fait encore le lien entre des génotypes et une valeur adaptative.

### ***I. 6. 3. Un exemple de population dite « génétiquement non viable »***

Il est difficile de prévoir dès le départ l'échec ou la réussite d'une introduction. Dans l'archipel de Kerguelen, fut introduit en 1957 un couple de mouflon de Corse (*Ovis gmelini musimon*) sur une île de près de 9km<sup>2</sup> (Léssel, 1967; Pascal, 1983). En l'absence de prédateurs et malgré les conditions climatiques difficiles, ce couple a engendré une population qui a atteint un effectif de 400 individus en 1970 (Chapuis *et al.*, 1991). Cette population semble suivre un cycle en fonction de la disponibilité des ressources alimentaires sur l'île, alternant chute brutale des effectifs qui la réduit parfois de moitié et pics de natalité qui la font croître de manière conséquente (Bousses *et al.*, 1991).

De même, le chat haret (*Felis catus*) est une des 9 espèces de mammifères introduites par l'homme dans ce même archipel (Jouventin, 1989; Léssel & Derenne, 1975; Pascal, 1980; Pascal, 1984). Par 2 fois auparavant la présence de chats a été mentionnée sur cet archipel, Kidder en 1876 (Derenne, 1976) et en 1920 par un biologiste du Muséum d'histoire naturelle de Paris, mais aucune trace de chat ne fut relevée par la suite entre 1930 et 1950 (Pascal, 1994). C'est très probablement à partir d'un unique couple d'individus, introduit en 1956, que l'on a aujourd'hui une population importante sur l'île (Dreux, 1970). A tel point que plusieurs campagnes de tentatives de régulation de cette population de chats haret ont été entreprises entre 1971 et 1977, étant devenus nuisibles pour plusieurs espèces d'oiseaux endémiques (prélèvement d'environ un million d'oiseaux par an, (Pascal, 1980). Pour ceux qui pensaient que le nombre réduit de fondateurs ne pouvait conduire qu'à un appauvrissement génétique, une "dégénérescence" de l'espèce à terme, Pascal (1994), ironise sur le fait d'avoir préjugé de la médiocrité des gènes des fondateurs.

Lorsque l'on a la possibilité de réaliser une étude de variabilité génétique sur une population, il peut être précautionneux de le faire et d'essayer d'influer selon l'espèce sur les appariements afin d'essayer de « conserver » cette hétérogénéité. Mais prendre le soin, dans la mesure du possible, de garantir l'hétérogénéité génétique d'une population n'est pas la panacée des opérations à réaliser pour mener à bien un projet de conservation. Il sera également nécessaire de tenir compte des différents autres paramètres, tels que le comportement de l'espèce, les potentialités de l'habitat et au sens large, de l'écologie de l'espèce... La génétique est toutefois un outil formidable de par ses diverses possibilités d'utilisation, les études phylogéniques peuvent aider dans le choix des espèces à déterminer des unités de conservation. L'utilisation de marqueurs peut également aider à la compréhension des processus démographiques et des systèmes d'appariement parfois complexes.

## ***1. 7. L'éthologie en Biologie de la conservation***

L'intégration de l'éthologie dans le champ des disciplines de la biologie de la conservation est assez récente et n'est pas encore à terme. Il n'y a que pour la gestion de la faune sauvage en captivité que l'éthologie est devenue quasi incontournable. Actuellement les objectifs proximaux des études relatives au comportement animal et à la conservation sont divergents, cependant les buts ultimes des 2 disciplines convergent en partageant de plus en plus les mêmes objectifs que sont la compréhension et le maintien de populations viables dans des habitats qui sont de plus en plus dégradés (Martin, 1998). La difficulté d'associer les sciences du comportement aux sciences de la conservation vient peut-être du fait que ces 2 disciplines semblent fonctionner à différents niveaux d'organisations ; l'une s'intéressant de plus en plus à la dimension infra-populationnelle tandis que l'autre semble concerner les niveaux supérieurs de l'organisation écologique, tels que les écosystèmes. Si l'on prend l'exemple de programmes de translocations, de restauration ou de réintroductions de populations, l'éthologie n'y a que trop souvent joué un faible rôle (Sarrazin & Barbault, 1996).

Chez les carnivores notamment, la prise en compte du comportement est essentielle puisque leur survie est conditionnée par l'efficacité de leur comportement de prédation, de nombreux échecs sont ainsi rapportés à cette cause ainsi qu'à l'instabilité spatiale des individus relâchés. L'objectif principal de la biologie de la conservation est le maintien de la diversité du vivant aux différents niveaux d'organisation (nous en avons explicité 3 pour la biodiversité : génétique, spécifique et écosystémique). On peut considérer le comportement comme un autre niveau de cette diversité et donc comme « objet » de conservation mais il ne faut pas non plus le négliger en tant qu' « outil » complémentaire parmi les différentes approches utilisées, pour mener un programme de conservation. Partie intégrante de la « biologie de l'espèce », le comportement confère aux organismes des propriétés, favorables s'il assure une adaptation aux perturbations du milieu, et défavorables s'il s'avère inadapté aux nouvelles conditions de vie. Une bonne connaissance de l'éthologie d'une espèce apparaît ainsi comme un instrument, ou un prédicateur pouvant s'avérer déterminants pour sa gestion.

### ***1. 7. 1. Comportement et environnement***

Il y a deux contraintes essentielles dont il faut tenir compte lorsque l'on désire aménager un habitat pour une espèce, il s'agit d'une part des potentialités alimentaires et d'autre part de la présence de zones refuge face aux prédateurs ou à d'autres sources de dérangement. Condition essentielle à son maintien, une espèce doit pouvoir trouver selon son régime alimentaire toutes les ressources trophiques nécessaires au bon développement des individus et donc de la population. Le couvert végétal a pour autre rôle de réduire la probabilité de détection d'une proie par son prédateur et de lui servir éventuellement de couvert de fuite, dans ses dimensions à la fois verticales et horizontales selon que le prédateur est terrestre ou aérien (Ferron, 2003). Ces nécessités vitales doivent également être pensées à la fois dans leur agencement temporel et géographique. La phénologie de la végétation ainsi que la présence des espèces au sein d'un écosystème varient au cours du cycle annuel, ce qui peut se traduire par des modifications du régime alimentaire. Ce dernier peut également évoluer au cours du cycle de vie de l'individu. De même pour les espèces sensibles aux dérangements, il est

préférable d'avoir une mosaïque de zones d'alimentation et de zones refuges, offrant aux espèces proies une meilleure capacité de réponse à la prédation (Ferron *et al.*, 1996).

En termes d'inadaptation comportementale, certaines modifications environnementales peuvent s'avérer limitantes, c'est le cas pour les tortues qui s'asphyxient en ingurgitant des sacs plastiques jetés à la mer, confondus avec les méduses dont elles se nourrissent (Plotkin *et al.*, 1992). Dans d'autres cas, la modification du milieu peut compromettre les processus d'apprentissages naturels, il en est ainsi de la fragmentation de l'habitat qui interfère avec l'acquisition du chant chez une alouette steppique (*Chersophilus duponti*) (Laiolo & Tella, 2005).

La croissance d'une population est très fortement dépendante du taux de natalité et donc du niveau de réussite des accouplements, des mises bas et pour certaines espèces de l'élevage des jeunes. Ces différentes phases nécessitent bien souvent des conditions de milieu bien particulières. Ainsi, la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) a besoin pour pondre (de mai à juillet) de milieux ouverts, secs et bien ensoleillés tels que les pelouses sèches. Ces pelouses sont aujourd'hui en régression par suite de la disparition d'une agriculture extensive. Remplacées par des cultures intensives, ou soumises à fermeture par suite de leur abandon, elles deviennent alors impropres à l'incubation des œufs (Rivera & Fernández, 2004). Hormis la nécessité de préserver cet habitat favorable, il convient de bien connaître quels sont les sites de pontes utilisés par les femelles et donc leur mode d'occupation de l'espace. Elles présentent de plus une certaine fidélité au site de ponte d'une année sur l'autre et ont fortement tendance à pondre sur un seul et même site (en général, une seule ponte par an, parfois deux) et ce durant une quarantaine d'années. Il est par conséquent indispensable de prendre en compte ce comportement d'occupation de l'espace pour gérer ou aménager de façon efficace des sites de pontes (Ficetola *et al.*, 2004).

Il est un autre niveau de la reproduction qui paraît influencé par le milieu c'est la sex-ratio dont certains auteurs tendent à montrer qu'elle peut varier selon la densité de population et les conditions environnementales (Aars *et al.*, 1995; Kalmbach *et al.*, 2005; Komdeur *et al.*, 1997; Kruuk *et al.*, 1999). Certaines espèces comme les crocodiliens, caïmans, et tortues présentent une sex-ratio à la naissance lié à la température d'incubation des œufs (Campos, 1993; Crews *et al.*, 1994; Lang & Andrews, 2005; Wibbels *et al.*, 1998), sex-ratio qui joue un rôle prépondérant dans la dynamique d'une population selon le système d'accouplement.

Divers travaux (Goss-Custard *et al.*, 1995a; Goss-Custard *et al.*, 1995b; Goss-Custard & Sutherland, 1997; Sutherland, 1996a; Sutherland, 1996b) ont montré qu'il était possible, d'après des modèles basés sur des patterns comportementaux densité-dépendants, de prédire les conséquences de changements (dégradation, fragmentation, accroissement) affectant les habitats.

S'il existe une relation avérée entre le comportement d'une espèce et son habitat, on peut alors émettre des prédictions sur la réponse d'une espèce à un changement d'environnement mais aussi diagnostiquer des changements environnementaux lorsque le comportement fait l'objet d'un suivi. Ainsi la perturbation des systèmes de communication sonore des espèces sensibles aux perturbations de leur habitat peut devenir un indicateur de détériorations de l'environnement (Laiolo & Tella, 2005)

Le comportement alimentaire peut également s'avérer sensible aux perturbations. Au sein d'une forêt périurbaine, les gestionnaires après avoir constaté un taux anormal d'écorçage

pratiqué par une population de cerf élaphe, décèlent une baisse de fréquentation des zones de gagnages au profit des taillis. Ce comportement particulier est par suite mis en relation avec un stress lié à une forte fréquentation humaine entraînant une surexploitation des taillis, plus tranquilles (Bonenfant, 2004). Un réagencement des sentiers a permis par la suite de remédier à ce problème.

### ***I. 7. 2. Facteurs comportementaux spécifiques***

Il est bien sûr tout aussi indispensable de tenir compte des besoins spécifiques qui justifient des études au cas par cas. Le domaine vital, défini par Burt (1943), comme l'aire utilisée par un individu pour assurer son cycle vital est de fait la résultante d'une série de contraintes environnementales et biologiques (Ferron *et al.*, 1995), dont les facteurs comportementaux font bien évidemment partie. Lors de la détermination géographique d'une réserve par exemple, il est d'autant plus important de prendre en compte le domaine vital d'une espèce que celui-ci est vaste comme dans le cas du lycaon (*Lycaon pictus*) (Woodroffe & Ginsberg, 2000). Il faut pour cela avoir des informations sur la dynamique spatiale de la population, elle-même dépendant de son organisation sociale et de sa dispersion.

Comprendre la dispersion d'une espèce et en caractériser les facteurs, c'est également pouvoir prédire des dynamiques d'infestation des maladies et parasites de différentes populations (Swinton *et al.*, 1998).

Pour les populations à faible effectif, dont on veut limiter la dépression consanguine, il faudra tenir compte du taux d'homozygotie qui dépend en partie du système d'appariement caractéristique de l'espèce (Seal, 1985). On pourra alors utiliser les propriétés comportementales comme « outil ». Le système social « manipulé » permettra d'orienter les appariements ce qui pourra accroître l'effectif de la population, tout en maintenant un « taux acceptable, viable » de consanguinité. Ces connaissances seront également utiles pour identifier les mécanismes comportementaux pouvant être à l'origine du choix du ou des partenaires dans des situations où deux espèces aux aires de répartition communes peuvent s'hybrider. Le vison américain, espèce invasive, met en danger son équivalent européen, plus petit, au travers de la concurrence et du croisement. Au printemps, la précocité de la période reproductrice incite les visons mâles américains à s'accoupler avec les femelles européennes. Même si les hybrides sont stériles, ce seront autant de femelles européennes qui ne s'accoupleront pas avec des mâles de leur espèce (Simberloff, 1998).

Un autre exemple de l'apport du comportement en biologie de la conservation touche aux processus d'apprentissage, notamment en ce qui concerne les comportements anti-prédateurs. La réintroduction de la tortue d'Hermann (*Testudo hermanni*), menacée, implique un élevage en captivité, durant lequel les tortues ont perdu le comportement anti-prédateur de rétraction dans la carapace. En exposant expérimentalement des tortues à une odeur de chien et en associant cela au comportement de rétraction (conditionnement), leurs chances de survie en nature ont pu être augmentées (Livoreil *et al.*, 2003). Une technique similaire d'apprentissage pour la reconnaissance des prédateurs et la recherche de nourriture, durant l'élevage de tamarins lion (*Leontopithecus rosalia rosalia*) nés en captivité, a contribué au succès de relâchers *in natura* (Beck *et al.*, 1994). Pour la petite population de cigognes blanches (*Ciconia ciconia*) de l'ouest de l'Europe, les conditions climatiques et d'habitat durant la

migration ont été identifiées comme principaux facteurs de mortalité, dès lors il a donc été tenté de désapprendre les habitudes migratoires par la captivité. Ainsi, en raison des efforts de conservation engagés dès les années 1970 et débouchant sur la réintroduction d'individus issus de captivité (en France, Pays-Bas et Suisse), la sous-population ouest a augmenté d'environ 75% depuis 1984 (Massemin-Challet *et al.*, 2006; Saether *et al.*, 2006). L'éthologie est ici utilisée en tant qu'outil permettant de limiter, par un apprentissage de schèmes comportementaux, le taux de mortalité des individus réintroduits.

La variabilité de l'expression d'un comportement au niveau individuel reflète la potentialité des différentes réponses qui peuvent être générées au sein d'une même espèce. Alors qu'il est très largement reconnu le caractère favorable d'une diversité génétique élevée au sein d'une espèce et même d'une population, il apparaît tout aussi intéressant de considérer des particularités comportementales ou « culturelles » (Boesch, 1996), comme « objet » de conservation. L'utilisation diversifiée d'outils et sa transmission par différentes populations de chimpanzé (*Pan troglodytes*) (Humlea & Matsuzawab, 2001; Yamakoshi, 1998) mais aussi certaines espèces d'oiseaux (Sol *et al.*, 2005), en est un exemple. On peut observer cette diversité culturelle chez le macaque du japon (*Macaca fuscata*) qui se baigne dans des sources d'eau chaude en pleine hiver et dont certains individus ont pris pour habitude de laver la patate douce dont ils se nourrissent, dans de l'eau salée (Perry & Manson, 2003).

### ***1. 7. 3. Ethologie et enjeux pour la conservation***

L'objectif premier d'une mesure de conservation est la préservation d'un habitat, d'une espèce, d'une population. Dans les cas les plus critiques, quelques individus survivants seront parfois considérés comme la collection des derniers gènes restant dont il faut préserver au mieux la diversité. Une vocation récente mise en avant pour les parcs zoologiques concerne la préservation de micro-populations d'espèces quasi éteintes. Mais dans quel but ultime ? N'est ce pas, même au prix de la restauration d'habitats dégradés, la réimplantation dans un habitat le plus proche de la « version » d'origine ?

Mais on ne réintroduit pas une « banque de gènes » *in natura* en « pariant » sur l'adaptation de l'individu à son nouveau milieu. La structure déterminée dans laquelle agissent les gènes va spécifier des propriétés de l'organisme (Guilhem, 2000) mais elle ne va pas déterminer les interactions de l'individu avec son environnement. Goodwin (1987), décrit bien cette « fonction » du gène par cette phrase : « Les gènes peuvent déterminer les mots d'un texte, mais ils sont insuffisants à la compréhension de ce texte ». Pour rester dans cette image, une même phrase pourra prendre différents sens selon le contexte, d'où l'importance de ce dernier, ici l'environnement biotique et abiotique. Un individu est un organisme à la fois autonome et dépendant de son environnement ; ne pouvant exister sans interactions permanentes avec ce qui l'entoure (Stewart, 1992). Tout comportement observé sera alors l'expression externe des interactions existant entre les individus et leur environnement (Mechkour, 2002). L'environnement n'est pas préexistant à l'organisme ni un élément extérieur auquel il pourra ou non s'adapter de façon optimale pour survivre (Stewart, 1991). L'environnement sera une source de perturbations pour l'individu qui lui seront plus ou moins pertinentes et auxquelles il donnera sens ou non (Maturana & Varela, 1994) et qui fera émerger des changements, dont

ses comportements (principe de l'énaction). L'exemple illustratif le plus connu est l'ouverture des bouteilles de lait encapsulées, livrées au pas des portes en Angleterre, par les mésanges bleues et charbonnières (*Parus caeruleus* et *P. major*). La propension de ces oiseaux à inspecter des objets, et notamment en les martelant de coups de bec, les a amené à faire de même sur les capsules leur permettant ainsi d'accéder au laitage. C'est un schéma comportemental simple, caractéristique de certains passereaux, et un renforcement par les conséquences sensorielles de cet ensemble d'actes qui a fait émerger les bouteilles de lait comme un élément pertinent de l'environnement (Hinde & Fisher, 1951).

C'est cette approche théorique qui apparaît la plus apte à rendre compte de l'importante diversité des comportements révélée par l'accroissement des données empiriques notamment au sein d'habitats perturbés (Blumstein *et al.*, 2005).

Cette digression théorique est malgré tout connectée à notre propos. L'individu va en fait créer son « monde » par le biais des actions qu'il produira, et contribuera à l'émergence de sa niche écologique (Lewontin, 1978; Oyama, 1985; Stewart, 1992; Varela *et al.*, 1993). La compréhension des mécanismes comportementaux des différentes espèces devient ainsi essentielle pour la détermination des configurations indispensables qu'un environnement devra présenter pour être viable et pour que l'on puisse prétendre y protéger, restaurer ou réintroduire une population.

Un projet de conservation, bien que dépendant souvent de plusieurs problématiques (économique, politique, etc...), s'avèrera ainsi plus efficace si l'on tient compte des processus qui génèrent ou qui mènent à la diversité comportementale (McDougall *et al.*, 2005) et qui caractérisent les phénomènes d'adaptation à échelle proximale.

## ***I. 8. Pathologies et parasitologie en biologie de la conservation***

Nous avons vu auparavant que le comportement et la génétique peuvent être à la fois des outils servant à l'étude et à la réalisation d'un programme de conservation et à la fois objets de conservation (diversité génétique, particularités comportementales ou culturelles *in natura* ou comportement spécifique *in situ*). La situation diffère en ce qui concerne les virus, parasites, et autres pathogènes... Il paraîtrait sûrement incongru aux yeux du grand public de vouloir préserver une maladie ou un parasite, bien que les parasites soient le groupe de métazoaires le plus diversifié sur terre, et ils sont d'ailleurs loin de susciter l'attention que nous portons à bien d'autres espèces. Ainsi malgré les plaidoyers de passionnés en faveur de la conservation de parasites (Durden & Keirans, 1996; Holmes, 1993; Rosza, 1992; Stork & Lyal, 1993), très peu sont inscrits sur la liste rouge U.I.C.N. des espèces menacées (contre plus de 15000 pour les organismes supérieurs). Seule une des 5000 espèces de poux (Insecta, Phthiraptera) (Price *et al.*, 2003) est sur la liste 2003 de l'U.I.C.N., le pou (Hematopinidae : *Haematopinus oliveri*) du sanglier pygmée (*Sus salvanius*).

Il y a plus qu'une différence de considération avec les autres espèces et ce sont parfois des situations paradoxales qui surviennent. Gompper & Williams (1998), exposent le cas du programme de conservation du furet à pattes noires (*Mustela nigripes*) dont une des préoccupations lors de l'élevage de la dernière micro-population en captivité, fut l'éradication de tous risques pathogènes et parasitaires (Cole, 1989), dont le pou (*Neotrichodectes*), connu chez la belette (*Mustela*), mais pour lequel il n'a pas été vérifié s'il s'agissait d'une espèce différente spécifique à ce putois. Koh *et al.* (2004), parlent ainsi de phénomène de

coextinction, une espèce disparaissant entraînant l'extinction des espèces auxquelles elles sont associées (parasitisme, prédation, relations exclusives herbivores-plante-hôte, plantes et insectes pollinisateurs). S'appuyant sur des modèles probabilistes, ils ont étudié les relations entre les disparitions prévisibles d'espèces emblématiques et celles d'espèces qui leur sont associées et ont montré qu'il faudrait rajouter au moins 6300 espèces co-menacées d'extinction à la liste rouge. Les raisonnements mis en avant pour la protection d'une espèce animale ou végétale dans le cadre de la préservation de la biodiversité sont pourtant tout aussi valables pour les espèces de parasites (Gompper & Williams, 1998), notamment pour les recherches touchant à la santé et à la médecine (Elliot & Tullet, 1984; Joklik *et al.*, 1993).

Les parasites ne sont pas encore reconnus comme des espèces à conserver, mais les études des pathologies et la parasitologie intègrent de plus en plus le cadre de la biologie de la conservation. Meffe (1999) et Daszak *et al.* (2000), ironisent sur le fait d'une impression de découverte récente de l'importance de la prise en compte des pathologies dans la gestion de la faune sauvage. Une attention croissante est cependant portée sur le rôle que jouent les parasites sur le plan écologique des espèces hôtes et notamment au niveau de la dynamique de leurs populations (Hudson *et al.*, 2002). Albon *et al.* (2002), ont montré l'influence de la charge parasitaire en nématodes gastro-intestinaux (*Ostertagia gruehneri*) sur la fécondité des femelles d'une population de rennes du Spitsberg (*Rangifer tarandus platyrhynchus*), validant ainsi l'hypothèse, de certains modèles théoriques, de la régulation de la densité de populations hôtes par le parasitisme. Les parasites et maladies non spécifiques qui touchent une large gamme d'espèces sympatriques sont d'un intérêt tout particulier quant à leurs modes de transmission notamment entre la faune sauvage et les animaux domestiques. L'étude des macroparasites et des pathologies est ainsi d'une grande importance dans des problématiques de conservation car touchant à la protection et à la santé des animaux sauvages, domestiques mais aussi des hommes (Bengis *et al.*, 2002). Morgan *et al.* (2004), insistent sur la nécessité d'étudier plus amplement la mosaïque des possibilités de transmission, intra et inter espèces-hôtes, qui est générée par le développement différentiel du parasite, dépendant des conditions climatiques, de la présence de l'hôte intermédiaire, et des mouvements des populations d'espèces hôtes dans un milieu hétérogène. L'élaboration de modèles mathématiques tenant compte de ces facteurs aide à mieux comprendre les dynamiques de dispersions pathologiques et parasitaires, comme l'ont montré les travaux de Morgan *et al.* (2006), sur la répartition dynamique de la fièvre aphteuse et des nématodes gastro-intestinaux (*Haemonchus*, *Nematodirus* et *Marshallagia*) chez l'antilope saïga (*Saïga tatarica*) et les troupeaux de moutons au Kazakhstan.

La parasitologie alliée à la génétique s'avère être un outil efficace permettant d'élaborer des patterns de dispersion des populations hôtes ; en effet, Blouin *et al.* (1995), ont montré l'importance des déplacements géographiques des cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) dans la structuration génétique de la population d'un de leurs parasites (*Mazamastrongylus odocoilei*), qui semble être un bon marqueur de ces populations de cervidés. Les parasites et pathologies prennent également une grande place dans les programmes de lutttes biologiques contre les espèces invasives, c'est le cas du parasitoïde trichogramme (*Trichogramma brassicae*) qui limite la prolifération de la Pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*) (Frandon & Kabiri, 1998; Hawlitzky, 1992). Récemment, la biotechnologie mise au service de la lutte biologique travaille à l'élaboration de « Pest Animal Control », sous forme parfois de virus génétiquement modifiés pour lutter contre l'explosion démographique d'espèces invasives,



comme le lapin en Australie, en ciblant la fertilité (destruction des cellules reproductives fécondées) (Seamark, 2001).

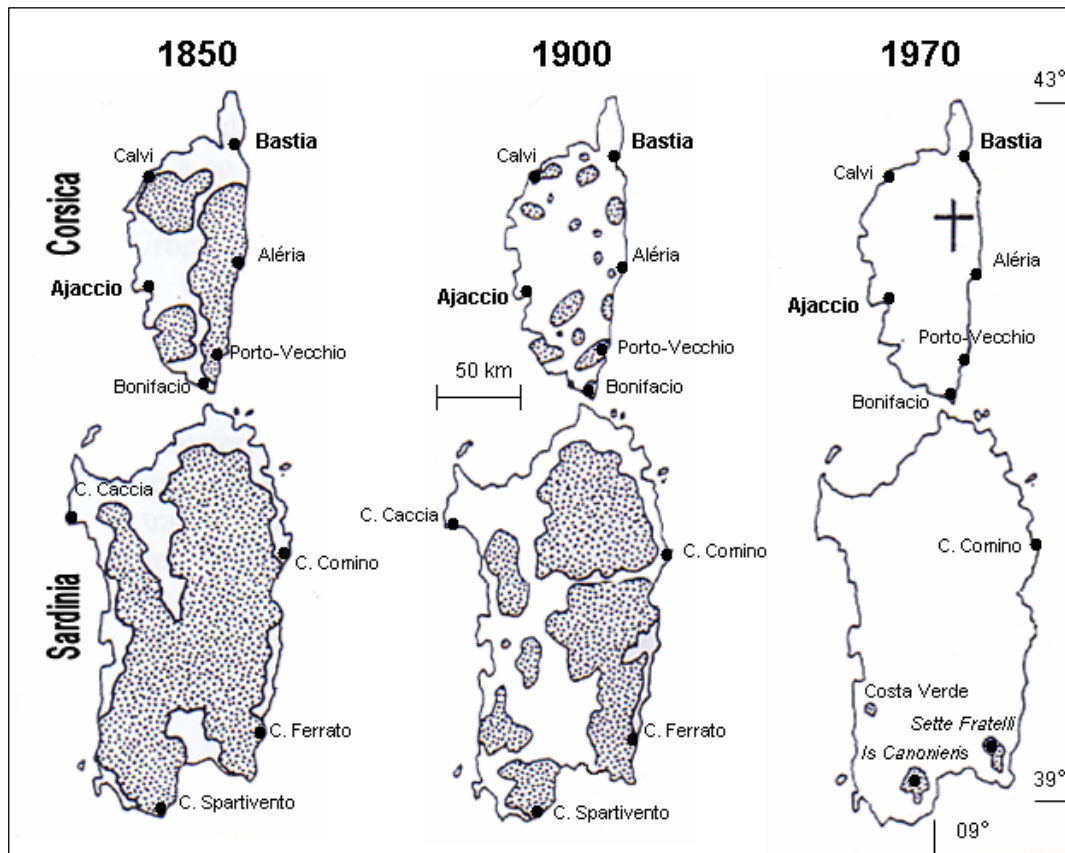
Les maladies peuvent également être une grande menace pour les petites populations, des pathogènes virulents pouvant la décimer jusqu'à l'extinction du dernier individu (Woodroffe, 1999). Le suivi sanitaire d'une population d'animaux captifs est indispensable et a pour premier objectif la prévention afin de détecter au plus tôt les cas de pathologies et de parasitisme inhabituels. On pourra ainsi dans certains cas, en prenant les dispositions adéquates, limiter la prolifération de la maladie et/ou des parasites à toute la population, mais également éviter l'introduction *in natura* d'individus malades (Norton, 1993). De même, dans les programmes de conservation, les translocations d'espèces doivent être également surveillées de très près, notamment par la mise en quarantaine et la prise de précautions sanitaires (Hoddle, 2004).

C'est donc par différentes approches que l'étude des pathologies et la parasitologie, peuvent intervenir et contribuer au bon déroulement de programmes de conservation.

## II. L'histoire du cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*)

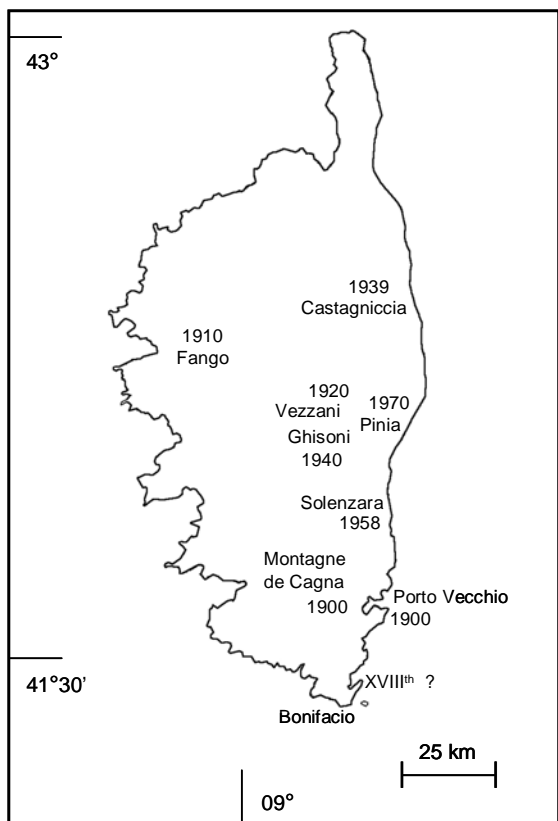
### II. 1. Déclin des populations et extinction du cerf de Corse

Un questionnaire de l'an X (1802) atteste de la présence du cerf sur le département du Golo (Corte, Luggo di Nazza, Moïta, Pancheraccia, Prunelli, Ventiseri, Pietroso, Vezzani, Calenzana...) et, comme on peut le voir sur la carte (figure 1), l'espèce était largement représentée en Corse et en Sardaigne en 1850.



**Figure 1 :** Disparition progressive du cerf élaphe en Sardaigne et en Corse

Cependant, de nombreux témoignages indiquent peu à peu sa disparition dans certaines régions (en 1900 dans la région de Porto-Vecchio et de Cagna, en 1910 dans la vallée du Fango, en 1920 dans la région de Vezzani, en 1939 en Castagniccia, en 1940 à Ghisoni et en 1958 dans la Basse Solenzara..., figure 2). Une chasse incontrôlée participa à cette extinction progressive et, dès 1930, la plaine orientale devient l'unique région de l'île occupée par les cerfs (Vigne & Deméautis, 1987). Par la suite, une chasse intensive des troupes de Mussolini puis des Alliés durant la seconde guerre mondiale vont affecter très largement l'effectif de cette dernière population. De mémoire des anciens d'Aléria ce sont de véritables massacres qui ont eu lieu à cette période (Leandri, 1998).



**Figure 2 :** Extinctions successives des dernières populations de cervidés en Corse

Puis le développement intensif de la viticulture d'après guerre (démaquisage, assèchements) aura pour conséquence la restriction de leur dernier habitat et ce cerf ne cessait de plus d'être chassé. Une première alerte en 1950 fait état de l'existence d'un dernier noyau résiduel occupant la forêt du domaine de Pinia, au sud de l'étang d'Urbinu. Puis Degos (1958) en 1958, signale qu'il ne reste plus que 8 à 10 individus ; 7 ans plus tard on ne compte plus que 2 mâles, 2 femelles et 1 faon. Le braconnage n'ayant cessé, leur extinction sera définitive dès 1970 malgré plusieurs tentatives de sauvetage qui se succédèrent de 1960 à 1968 (Degos, 1968).

En effet à l'époque où on ne parlait pas encore de « biologie de la conservation », elle était déjà pratiquée sous une autre forme et un autre

nom par les gestionnaires de l'environnement et bien avant de se poser la question de la réintroduction du cerf en Corse, s'est bien sûr posée, à la fin des années quarante et au vu du déclin de cette population encore présente en Corse, celle de son maintien dans son habitat naturel. Pour cela, différentes mesures furent prises pour tenter de sauvegarder cette espèce et suite à cette forte régression de la population de cerfs, sa chasse en battue, autorisée une fois par an auparavant, fut interdite en 1948. Puis devant ce constat d'une population relictuelle, non protégée du braconnage sur le domaine de Pinia, secteur voué à une mise en valeur agricole et touristique, Degos propose en 1958 la reprise des animaux et leur transfert sur le domaine gardé de Casabianda. Le Conseil Supérieur de la Chasse fait alors procéder en 1960 et 1961 à des tentatives de reprise par enclos piège et par panneaux mais aucun animal ne sera capturé. Le domaine de Pinia deviendra alors " Réserve de Chasse " où l'on propose d'étudier le cerf et de faire prendre conscience au public de la situation. En 1968, une nouvelle campagne de capture par filets sera organisée alors que le noyau résiduel était estimé à 5 individus, et aucun animal ne sera repris (Chartron, 1968; Degos, 1968). Malgré ces différentes mesures, Chartron ne relèvera plus aucune trace d'un cerf à partir de 1970, faisant ainsi le constat de l'extinction de l'espèce cerf en Corse.

### *Le cerf élaphe en Sardaigne*

Jusqu'au début du XXème siècle, la répartition des populations de cerf élaphe s'étendait sur les 5 provinces de la Sardaigne. C'est entre 1900 et 1920 que l'effectif des populations se réduit sévèrement bien que sa distribution géographique reste éparse sur une grande partie de l'île. Mais, c'est ensuite que ce cervidé ne manque de disparaître, le rapport alarmant de Jenkins (1967; 1968), réalisé sous l'égide du WWF italien, indique qu'il reste environ 200

individus sur 20 000 ha de territoire (10 individus sur la Costa Verde, 60 à 80 à Sette Fratelli – Castiadas et 80 à 120 à Capoterra – Monte Arcosu). C'est également une chasse intensive, un braconnage incontrôlé et une réduction de l'habitat des cervidés (remaniements agraires et constructions diverses) qui a conduit à cette très forte régression de la population. (Schenk, 1976), plus tard, en 1976, dénombrera environ 210 individus sur ces 3 régions par la méthode du comptage des mâles au brame (O.N.C., 1982). En Sardaigne, c'est l'Azienda Foreste Demaniali della Regione Sarda (A.F.D.R.S.) qui a pris des mesures de protection (délimitation de zones de protection et étude de l'effectif et de la distribution des populations résiduelles), suite au rapport alarmant de Jenkins en 1968 et au comptage réalisé par le WWF Sardaigne (Pratesi & Vella, 1970). C'est notamment par la capture par cages-pièges, sur les conseils de M. Marchaud et Gindre (Leoni, 1978a), et le maintien en enclos d'individus parmi les derniers représentants de l'espèce que les Sardes éviteront la disparition totale de leur cerf élaphe et permettront une restauration de la population et une expansion au-delà de leur île. Tous ces efforts de protection, n'ont donc pas été vains, et ont permis de restaurer ces trois populations dont l'effectif était estimé en 2002 à 2700 individus (Toso, 2002).

## ***II. 2. Les motivations d'une réintroduction***

### ***II. 2. 1. Les origines du cerf de Corse***

Il semble que ce soit au cours de la 2<sup>ème</sup> moitié de l'Ere Tertiaire (limite Oligocène / Miocène) que l'ensemble corso-sarde se soit séparé du continent. L'insularité et le positionnement actuel de l'ensemble corso-sarde semblant acquis il y a 18 Ma ou 16 Ma selon les auteurs (Guéguen, 1995). Selon Vigne (1988), ce cerf élaphe fut présent en Sardaigne (fin de l'Age du Bronze) avant de l'être en Corse (pas de trace certaine avant le VI<sup>e</sup> siècle après J.-C.), le passage de l'une à l'autre se faisant par voie naturelle (à la nage) ou par introduction humaine. Deux principales hypothèses prédominent sur l'arrivée de ce cerf élaphe en sur les îles tyrrhéniennes :

1 / Une première migration naturelle possible d'un petit cerf élaphe depuis l'Italie, au maximum de la régression marine würmienne, cerf, qui aurait alors survécu jusqu'à nos jours qu'en Sardaigne et en Corse (Joleaud, 1926; Stasi & Regalia, 1904). Il aurait depuis l'Italie, durant cette dernière régression glaciaire, rejoint la Corse puis la Sardaigne, le niveau des mers étant plus bas de 120 à 130 mètres par rapport au niveau actuel (Shackleton, 1987). Depuis, aucune étude ne fait état de la réalité de cette migration.

2 / Une deuxième hypothèse d'une introduction humaine :

- en Sardaigne, par les Romains, où les traces les plus anciennes de la présence du cerf élaphe ont été retrouvées, traces, qui remontent à la fin de l'époque nurragique (VIII<sup>e</sup>-VII<sup>e</sup> siècle B.C.) (Vigne & Lanfranchi (de), 1981). Puis secondairement en Corse, en provenance de Sardaigne (par voie naturelle ou par l'homme) ou du continent (introduction humaine), les premiers fossiles identifiés étant datés du VI<sup>e</sup> siècle (faune de Castellu) (Vigne, 1988).
- sur les îles tyrrhéniennes, par les Phéniciens, en provenance d'Afrique du Nord (Comm. Pers. Geist (1998))

D'autres vestiges osseux datés du XIV<sup>ème</sup> siècle ont été découverts dans un dépotoir de la ville médiévale de Bonifaccio, ainsi qu'à la tour génoise de Castello d'Istria (Gauthier & Thibault,

1979). En 1530, Giustiniani décrivant la Corse parle de ce grand mammifère, information, que l'on retrouve sur la carte de Corse de Licinius (1560), montrant un chien forçant un cerf. Le naturaliste Buffon (XVIII<sup>e</sup> siècle) sera le premier, dans sa description du cerf de Corse, à dénoter des différences morphologiques avec le cerf continental. Au XIX<sup>ème</sup> siècle, le questionnaire de l'an X (enquête auprès des maires du Golo, en 1802), puis Galetti (1863) et Fertou (1898; 1899) signalent la présence du cerf en Corse. Le cerf a ainsi fortement marqué la Corse de sa présence et l'on retrouve d'ailleurs le mot corse " Cervu " dans de nombreux noms de lieux : Cervione, Punta di u Cervu, Casa di a Cirvanecchia, Piedicerviu ...

### *Les cervidés en Corse*

Selon les données fossiles et historiques, plusieurs espèces de Cervidés ont vécu sur les deux îles tyrrhéniennes : trois en Corse (cerf de Caziot et cerf élaphe) et trois en Sardaigne (cerf de Caziot, cerf élaphe et daim).

#### **Le cerf de Caziot**

La présence de *Megaloceros (Nesoleipoceros) cazioti* Depéret, 1897 a été révélée par plusieurs découvertes paléontologiques en Corse (Azzaroli, 1961; Depéret, 1897; Pereira, 2000; 2001; Pereira & Bonifay, 1998; Piveteau, 1961; Sigogneau, 1960; Vigne, 1988). L'étude de ces restes, datés du Pléistocène, montre que ce cerf mégacérin nain appartenait à un rameau aujourd'hui disparu, celui du Mégaceros aux très grands bois palmés. D'une taille similaire au cerf actuel de Corse (taille similaire à celle d'un Daim), il s'est maintenu jusqu'à la limite Tardiglaciaire / Holocène (≈ 10 000 ans).

En Sardaigne des restes fossiles retrouvés et attribués à ce cerf endémique (Caloi & Malatesta, 1974; Comaschia, 1955; Cordy & Ozer, 1972; Sondaar et al., 1984) témoignent de l'existence passée de connexions entre la Corse et la Sardaigne comme un isthme durant la plus grande partie du Pléistocène (Conchon, 1976) et ce, jusqu'à la dernière glaciation du Pléistocène (Würm). Une étude comparative anatomique et biométrique de ces différents restes fossiles permet d'imaginer une histoire évolutive complexe et différente sur les deux îles (Pereira & Bonifay, 1998).

#### **Le cerf élaphe**

##### *Cervus elaphus rossii*

Une autre sous-espèce endémique de cerf élaphe, *Cervus elaphus rossii* Pereira, 2001 a été récemment mis à jour sur le site de Castiglione (Oletta, Haute-Corse) dans des dépôts datés du Pléistocène moyen (Salotti et al., 1997; 2000). Uniquement connue de Corse, Pereira (2001) en a montré les caractéristiques morphométriques, la différenciant de la variété actuelle corso-sarde, *C. e. corsicanus* mais aussi du cerf mégacérin fossile, le cerf de Caziot et montrant certaines similarités morphométriques avec le cerf continental *Cervus elaphus* Linné, 1758.

##### *Cervus elaphus corsicanus*

D'après l'ensemble des descriptions (Ellerman & Morrison-Scott, 1951; Fitzinger, 1874; Joleaud, 1925; Lydekker, 1898; Miller, 1912), la sous-espèce endémique corso-sarde *Cervus elaphus corsicanus* Erxleben, 1777, serait présente en Sardaigne et en Corse depuis la fin du Moyen Age (Vigne & Marinval-Vigne, 1988).

## ***II. 2. 2. Valeur patrimoniale, biologique et cynégétique***

C'est important pour la Corse, sur un plan affectif, de retrouver le cerf disparu depuis peu et dont tant de lieux portent encore le nom. On dit de la biodiversité d'une région qu'elle constitue une valeur patrimoniale, culturelle, écologique et économique qui doit être préservée et le cerf en fait bien évidemment partie.

Quelques espèces charismatiques, telles le mouflon de Corse, le pin Lariccio (*Pinus nigra laricio*), sont emblématiques de la Corse et le cerf peut aspirer à atteindre ce statut. Il constituera un atout de plus et de poids quant à l'attrait éco-touristique que peut susciter la faune et la flore de Corse, du fait de sa présence unique sur ces deux îles.

La fin du XIX<sup>ème</sup> siècle a vu le début de l'inversion de la tendance qui avait prévalu au cours des siècles précédents sous l'action de l'homme agriculteur, éleveur et forestier. En Corse notamment, les milieux ouverts ont commencé à céder le pas aux milieux arborés et forestiers et l'essentiel de l'augmentation de ces surfaces est due à la dynamique spontanée de la végétation qui colonise les terres abandonnées, affectant la mosaïque des paysages, au point de fortement l'homogénéiser. Cette situation, qui peut paraître surprenante en raison de la médiatisation de l'impact des incendies de forêt, est la conséquence de la déprise rurale et de l'abandon progressif des terres agricoles. Casanova (1995), caractérise ce phénomène actuel de mise à feu comme la résultante du déséquilibre entre l'homme et son milieu. Sans se fixer comme objectif l'ouverture des milieux par ces cervidés, il est indéniable, et surtout dans les zones où les populations de cervidés atteindront une bonne densité, qu'ils influenceront sur la dynamique de l'écosystème.

L'activité de chasse en Corse est une tradition, dont le gibier roi est le sanglier. Lorsque les populations de cerfs auront atteint un effectif suffisant assurant la viabilité de l'espèce sur l'île, il sera alors possible de pratiquer la chasse du cerf en Corse. Elle pourra être un moyen de gestion sur des zones sensibles aux dégâts de cervidés. Dans un futur plus lointain on pourrait également imaginer que le cerf soit une espèce de substitution qui permettrait de diminuer la pression de chasse exercée sur le sanglier.

## ***II. 2. 3. Vers une réintroduction du cerf de Corse***

Si l'on reprend un des objectifs majeurs de la biologie de la conservation, qui est d'anticiper les catastrophes afin de les éviter, on peut penser que dans ce cas précis, la préoccupation de la sauvegarde de l'espèce fut trop tardive. Cependant, il faut remettre les choses dans leur contexte et notamment temporel. Il n'est peut-être pas inutile de rappeler que nos préoccupations actuelles, et notamment sur la préservation de la biodiversité, sont bien différentes de ce qu'elles pouvaient être il y a 50 ans, et il en est de même quant aux moyens techniques et connaissances dont nous disposons aujourd'hui. De plus la situation de guerre de l'époque, engendrant également une longue période de crise et de famine, peut expliquer le phénomène de chasse incontrôlée qui eut lieu sur la dernière population de cervidés, et malgré tout c'est dès 1948 qu'une décision d'interdiction de chasse fut prise. Peut-on parler d'une extinction inévitable du point de vue du contexte à cette époque ? Quoiqu'il en soit, dès le début des années soixante dix, s'est imposé pour seule solution au retour du cervidé sur l'île, sa réintroduction à partir de la souche sarde.

Ainsi en 1975, suite à une rencontre entre M. Léoni (Directeur technique du Parc Naturel Régional Corse) et M. Massoli-Novelli (Professeur à l'Université de Cagliari), les premiers projets et accords corso-sardes se mettent en place. Le choix de réintroduire le cerf élaphe en Corse à partir de la souche sarde, s'est fait naturellement au vu des différentes descriptions et données historiques qui donnaient une origine commune aux populations des deux îles, ceci étant conforté par des similitudes géologiques, topographiques et climatiques des deux îles tyrrhéniennes. Différentes administrations seront alors conviées à participer à ce programme afin de lui assurer la plus grande réussite : la Direction de la Protection de la Nature, la Direction Départementale de l'Agriculture, le Conseil Régional, l'Office National des Forêts, l'Office National de la Chasse, la Fédération des Chasseurs. Ce programme a pour motivations, de sécuriser la survie du taxon répartissant les populations sur les deux îles en cas d'accident majeur ou d'une épidémie sur l'une d'elles. Cette entente sur le long terme prévoit également des échanges bilatéraux réguliers entre les deux îles, de manière à réduire au maximum les risques de consanguinité pouvant apparaître sur des populations de faible effectif (Leoni, 1978b). De même la sauvegarde du cerf de Corse passe par une protection de tout risque de pollution génétique et il est ainsi demandé en octobre 1985 aux préfets des deux départements de ne délivrer aucune autorisation de transport pour d'autres espèces de cervidés (Leoni, 1985). Le projet aura pour objectif la recherche d'une meilleure connaissance, d'une plus grande protection et ainsi une gestion plus efficace des populations en Sardaigne et en Corse. Des représentants des diverses administrations effectueront plusieurs missions en 1977, 1978 et 1980 (Leoni, 1978a; 1978b; 1980) en Sardaigne et en Corse et s'accorderont sur des modalités de réintroduction de l'espèce cerf élaphe en Corse. Le Parc Naturel Régional Corse, en collaboration avec la D.I.R.E.N. (Direction Régionale de l'Environnement) et l'O.E.C. (Office de l'Environnement Corse) a alors mené une campagne d'informations dans toutes les localités concernées par ce projet de réintroduction. Le choix des sites de relâchers s'est basé sur l'analyse des potentialités écologiques de l'habitat et une approche sociologique. Une attention particulière a été apportée à la volonté des chasseurs locaux de s'inscrire dans un projet de longue durée débutant par la protection du cerf pour aboutir dans le futur à une gestion intégrée des effectifs. Par le biais de réunions publiques communales, une première phase de transmission de l'information et de sensibilisation a été effectuée, afin de discuter des enjeux de la reconquête du maquis corse par ce grand cervidé.

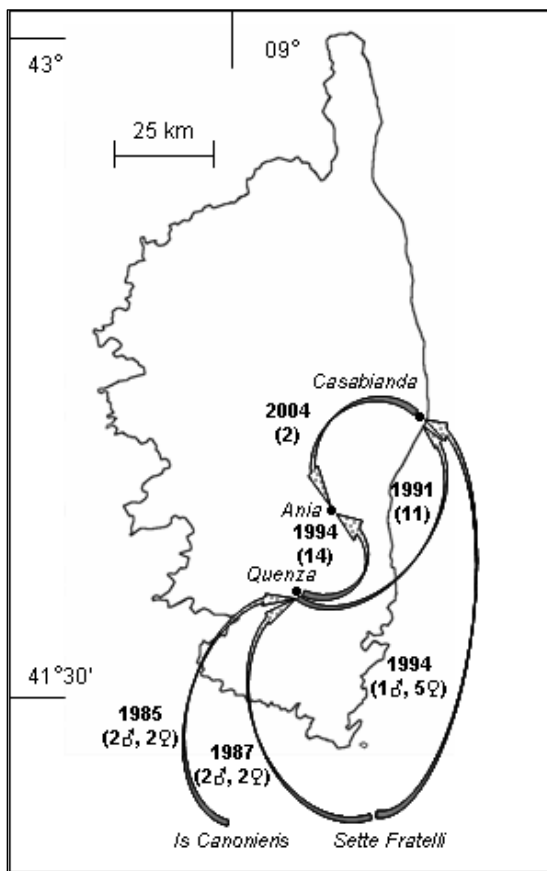
#### ***II. 2. 4. Une réintroduction du cerf de Corse ex situ***

(2004; Feracci et al., 2000; 2002; 2003)

C'est en 1985 que débiteront les premiers transferts d'animaux entre les deux îles. C'est tout d'abord l'enclos de Quenza (versant sud du mont Incudine) qui accueillera les cerfs, puis seront créés un enclos à Casabianda en 1991 (sur la plaine orientale) et un enclos à Ania (en montagne dans le Fium'Orbu) en 1994 (figure 3).

Les 8 et 9 novembre 1985, 4 individus (1 mâle de 5 ans, un femelle de 3 ans, un mâle et une femelle de 1 an) ont été capturés au fusil anesthésiant parmi les 17 animaux de l'enclos d'Is Canonieris en Sardaigne et amenés en Corse dans l'enclos de Quenza. Quelques jours plus tard, le mâle adulte sera retrouvé mort dans l'enclos suite probablement à une fracture des vertèbres consécutive à sa sortie trop brutale du sabot de transport. Deux années plus tard, les

11 et 12 novembre 1987, 4 nouveaux individus (1 mâle de 1 an, 2 femelles de 7 et 4 ans et un faon mâle) seront capturés par la même technique dans l'enclos de Sette Fratelli en Sardaigne et amenés en Corse dans ce même enclos de Quenza.



En 1991, c'est l'enclos de Casabianda qui s'ouvrira à 11 individus (3 mâles, 5 femelles adultes et 3 faons mâles) provenant de l'enclos de Quenza. Ce noyau de population sera rejoint par la suite le 18 novembre 1994 par un groupe de 6 individus (1 mâle et 5 femelles adultes) capturés dans l'enclos de Sette Fratelli en Sardaigne et amenés en renfort en Corse. Dans le cadre de la convention liant la région sarde à la région corse, un mâle de l'enclos de Casabianda sera rétrocédé à la Sardaigne et transféré dans l'enclos de Sette Fratelli.

Cette même année 1994, l'enclos d'Ania di Fium'Orbu accueillera 14 individus (1 mâle, 6 femelles adultes, 4 faons mâles et 3 faons femelles) issus de la population de l'enclos de Quenza qui n'a cessé de se développer.

Un dernier transfert entre enclos sera effectué en mars 2004, 2 jeunes mâles de Casabianda venant se mélanger à la population de l'enclos d'Ania.

**Figure 3 :** Transferts d'animaux entre les enclos (Sardaigne : Is Canonieris et Sette Fratelli; Corse : Quenza, Casabianda et Ania)

Depuis l'arrivée des premiers cerfs dans chacun des enclos, ces trois populations captives ne cessent de croître, ne rencontrant pas d'incidents démographiques majeurs. Le type d'élevage en semi-liberté, s'est imposé de lui-même de par le faible effectif d'individus qui pouvaient être donnés par la Sardaigne. Il permet entre autre de garder un contrôle sur les animaux tout en évitant l'imprégnation à l'homme, ce qui dans le cas contraire pourrait être néfaste pour les individus une fois relâchés (Feracci, 2000).

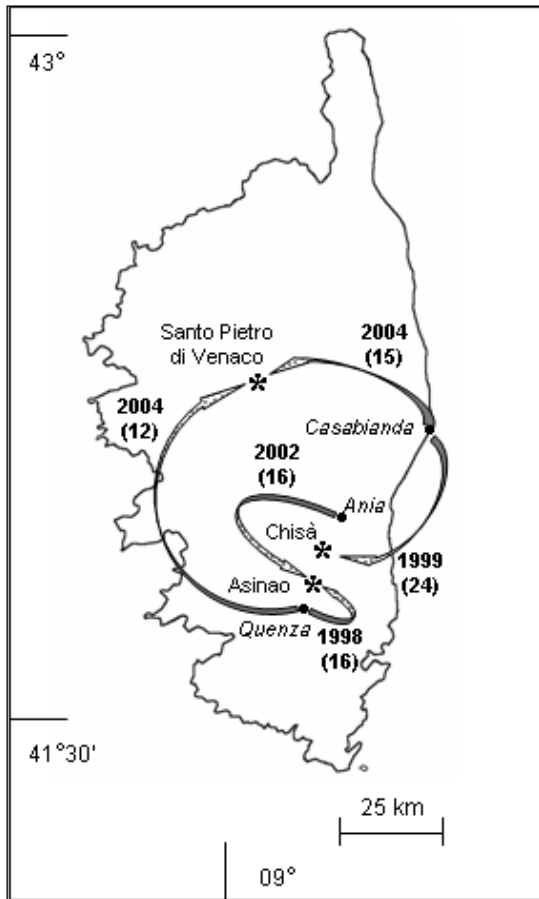
## ***II. 2. 5. Une réintroduction du cerf de Corse in natura***

(2004; Feracci et al., 2000; 2002; 2003)

Après une phase de développement des populations dans les trois enclos qui permit d'asseoir un effectif raisonnable de cervidés en captivité, il fut procédé aux premiers relâchers (figure 4). Le 3 février 1998, 11 individus (1 mâle, 8 femelles et 2 faons) furent capturés dans l'enclos de Quenza, puis relâchés à une douzaine de kilomètres dans la vallée de l'Asinao. Trois femelles adultes furent équipées de colliers émetteurs VHF permettant aux agents du P.N.R.C. de pouvoir les suivre dans leurs déplacements. Quelques jours plus tard, le 26



février ce sont 8 mâles qui seront capturés (dont 3 décèderont sans doute en raison de problèmes liés au produit anesthésiant, le Zolétil) pour être relâchés au même endroit. Il fut donc lâché cette année là au lieu dit « Pianu di a Chiesa » en Alta Rocca, un groupe de 16 individus, le transport des animaux s'effectuant dans des sabots individuels à l'aide de camions et de 4X4.



**Figure 4 :** Carte des relâchers effectués in natura

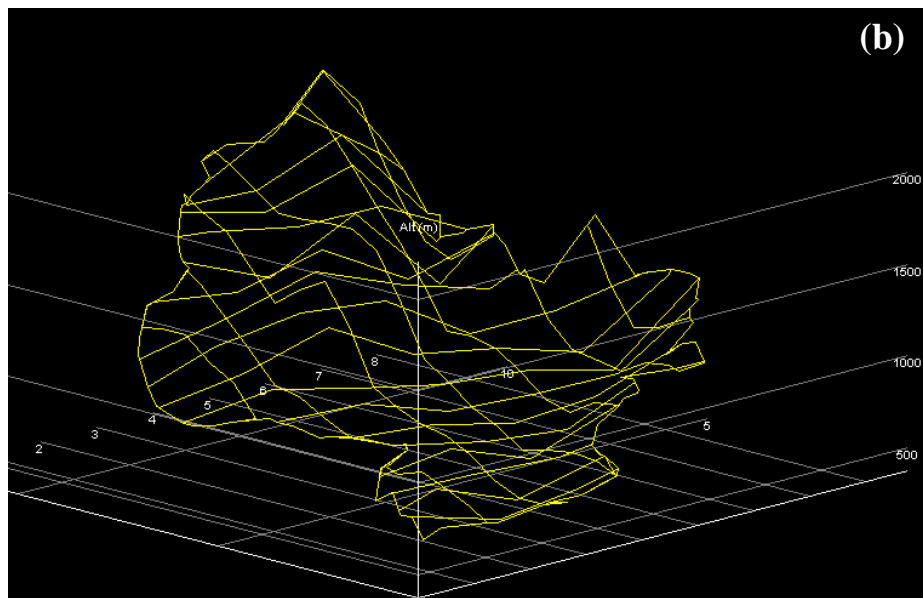
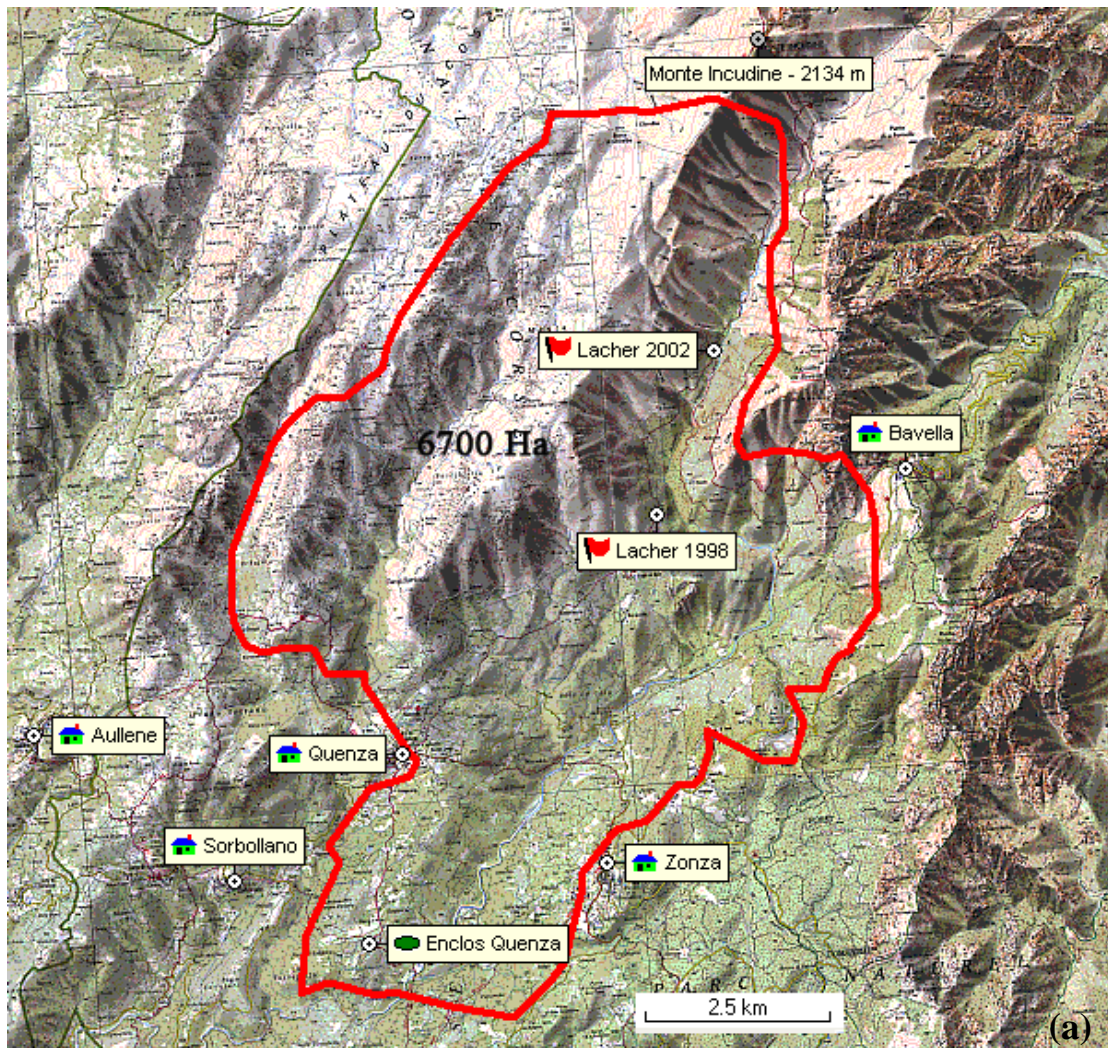
L'année suivante, le 24 février 1999, 24 animaux (6 mâles, 12 femelles, 2 daguets, 2 bichettes et 2 faons) de l'enclos de Casabianda seront relâchés en montagne à environ 1000 mètres d'altitude au lieu dit « Coddu di u Mozzu » à l'ouest du village de Chisà dans le Fium'Orbu. Le transport s'est effectué en premier lieu par camions et 4X4 jusqu'au village de Chisà, puis par hélicoptère par lot de 4 sabots au lieu de lâcher. Sur les 24 animaux relâchés, 9 femelles adultes et 2 mâles furent équipés de colliers émetteurs VHF.

Un troisième relâcher, dont l'objectif était de renforcer la population présente en Alta Rocca, a été effectué le 13 février 2002. Ce sont 16 individus (6 mâles adultes, 7 femelles et 2 faons) de l'enclos d'Ania qui furent emmenés par véhicule puis relâchés, 2 mâles et 2 femelles étant équipés de colliers émetteurs VHF.

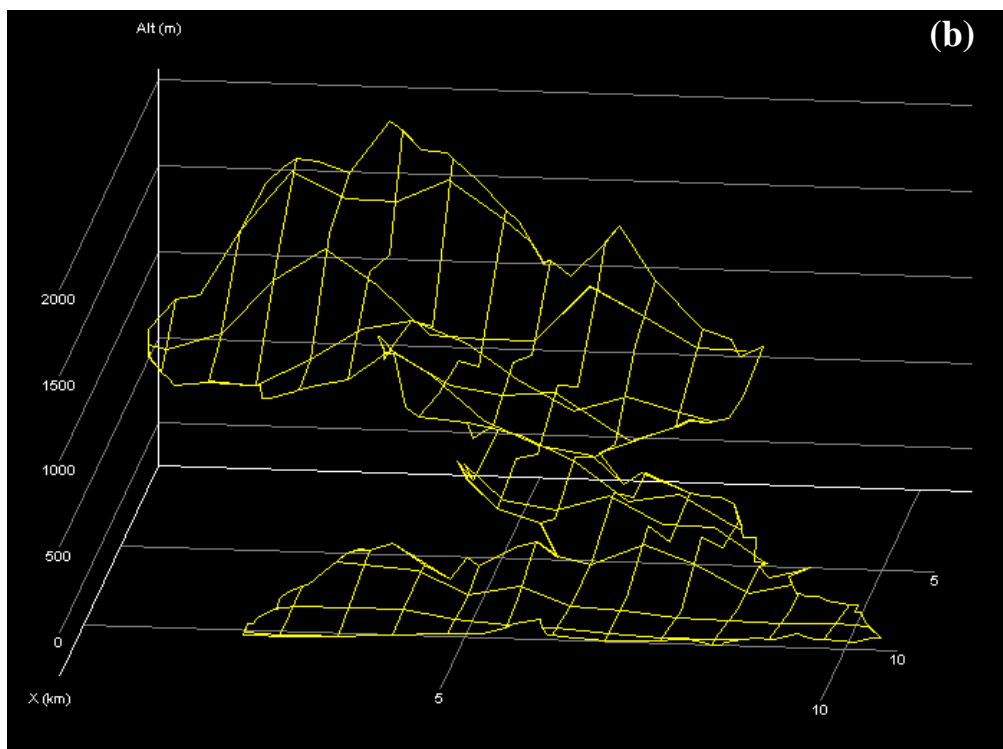
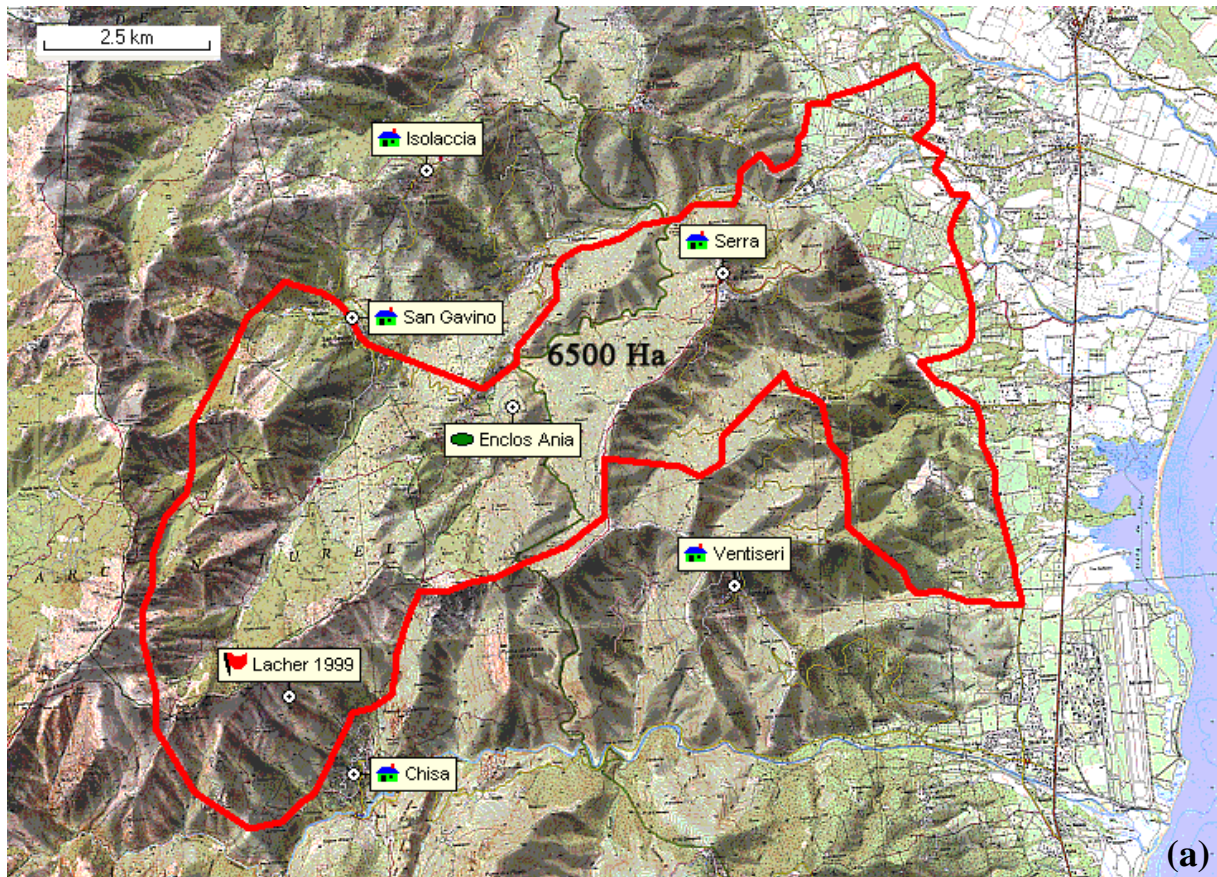
Le quatrième lâcher réalisé avait pour but de créer un troisième noyau de population *in natura* dans un lieu assez éloigné des deux premiers. Deux groupes d'individus ont été relâchés successivement les 15 et 18 mars 2004, provenant respectivement des enclos de Casabianda et de Quenza. Le premier groupe de 15 individus (4 femelles adultes, 2 jeunes mâles, 4 jeunes femelles et 5 faons) fut emmené en 4X4 au lieu dit « Carrière » sur la commune de Saint Pierre de Venaco. Les quatre femelles adultes furent équipées de colliers émetteurs VHF. Le deuxième noyau de 11 individus (3 mâles adultes, 1 femelle adulte et 7 jeunes mâles) fut transporté par véhicule au même lieu de lâcher, 3 mâles adultes, 2 jeunes mâles et une femelle adulte étant équipés de colliers VHF. Quatre jours plus tard un jeune mâle de l'enclos de Quenza, capturé par télé-anesthésie, a été emmené à Saint Pierre de Venaco pour rejoindre le noyau de 27 animaux relâché peu avant.

A chaque opération de relâcher, des individus matures ont été équipés de colliers émetteurs VHF afin de permettre un suivi régulier par télémétrie. Les agents du P.N.R.C. de l'équipe cervidés ont ainsi effectué de nombreuses observations d'individus *in natura*, constatant chaque année de nouvelles naissances. Ce suivi de la population a ainsi permis de constater

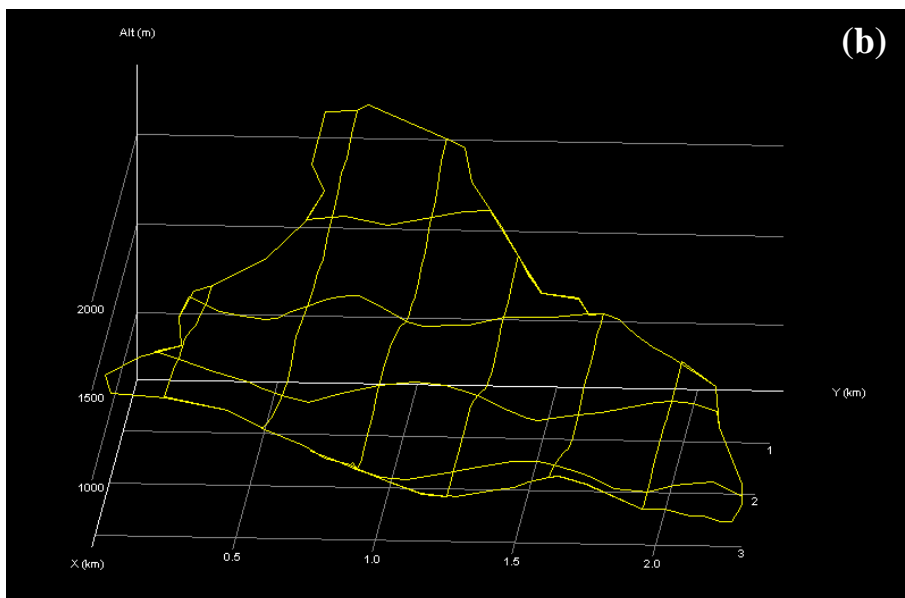
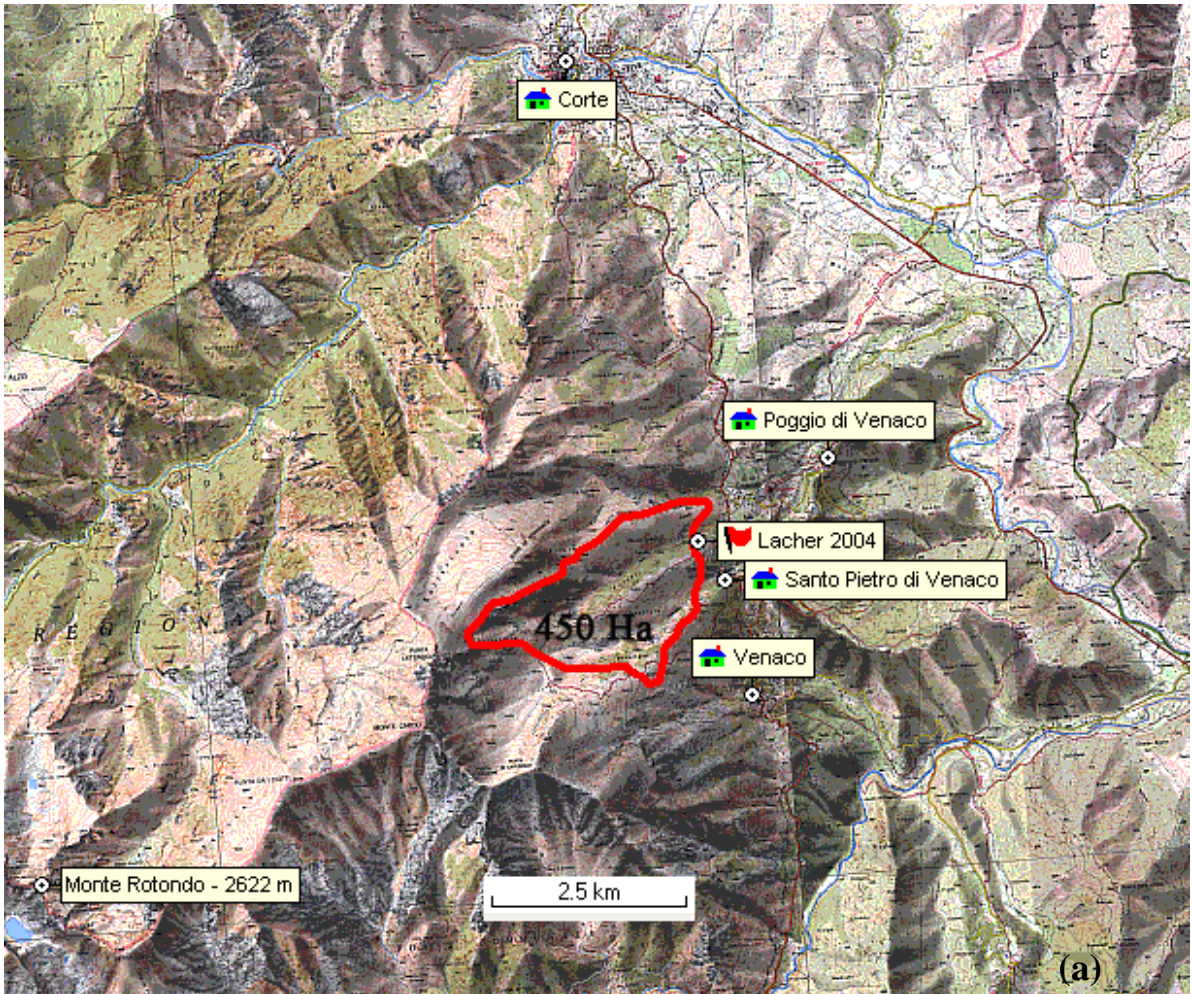
que les surfaces occupées par les cervidés ne cessent de s'agrandir. La population de cervidés de la vallée de l'Asinao s'étendait sur plus de 6700 hectares dans un relief de moyenne montagne dont l'altitude varie de 590 à 2046 mètres (figure 5). Son extension s'est produite de manière assez homogène autour des 2 sites de relâcher. Le noyau réintroduit au dessus du village de Chisà, s'est scindé en groupes dont certains sont redescendus au niveau de la plaine orientale à plus basse altitude. L'espace occupé est estimé à plus de 6500 hectares avec une variation altitudinale importante, de 10 à 1800 mètres (figure 6). Quelques mois après leur réintroduction à Santu Pietro di Venacu, la population s'étendant sur le secteur sud-ouest du site, occupait un territoire d'une superficie de 450 hectares de 840 à 2200 mètres d'altitude (figure 7).



**Figure 5 :** Cartographie (a) et représentation topographique (b) de l'aire de répartition du cerf suite aux 2 lâchers effectués à Quenza



**Figure 6 :** Cartographie (a) et représentation topographique (b) de l'aire de répartition du cerf suite au lâcher effectué à Chisà



**Figure 7 :** Cartographie (a) et représentation topographique (b) de l'aire de répartition du cerf suite au lâcher effectué à Saint Pierre de Venaco

### *III. Objectifs de l'étude*

Ce programme de conservation du cerf de Corse par sa réintroduction en Corse peut être l'objet d'études de nature très variée, tant le succès sur le long terme d'une telle opération repose sur de multiples aspects (scientifiques, techniques, sociaux...). Nous avons plus particulièrement porté notre attention sur l'une des phases sensibles qu'est le développement des populations en enclos.

En focalisant nos travaux de recherche sur les populations captives des deux enclos de reproduction de Quenza et de Casabianda, et en menant une approche pluridisciplinaire, nous avons eu pour objectif d'étudier le fonctionnement de ces populations, et de réfléchir aux aménagements permettant de l'optimiser. Plus précisément, nous avons tenté :

- (1) d'apporter des données factuelles permettant de caractériser d'un point de vue phénotypique, sanitaire et démographique la nouvelle population « souche » de cerf de Corse et contribuer à la description du cerf corso-sarde,
- (2) d'analyser l'organisation sociale de ces populations captives afin de mieux comprendre le système de reproduction et ses déterminants immédiats,
- (3) de caractériser la diversité génétique des populations et les liens de paternité.

Mais ces travaux nous ont également amené à nous interroger de façon plus fondamentale sur les facteurs déterminant les modalités de la reproduction dans ces populations de cerfs. Si les populations captives sont par essence des systèmes biologiques artificiels (limitation de l'espace, complémentation de l'alimentation, effectif contrôlé, structure de population gérée), elles constituent des dispositifs expérimentaux permettant de manipuler certains paramètres (effectifs, classes d'âge et de sexe, ressources trophiques, etc...). En observant ainsi, durant 3 années dans les deux enclos, l'organisation sociale des populations de structures et d'effectifs différents, nous avons tenté de comprendre comment les caractéristiques populationnelles (nombre d'individus, rapport des sexes et des classes d'âge, caractéristiques individuelles) influent sur le déroulement de la reproduction et les conséquences démographiques et génétiques qui en résultaient.

Nous présenterons notre travail par une brève description, en premier lieu, des sites d'étude puis nous définirons les caractéristiques biologiques des populations captives de cerfs. Les mesures et prélèvements effectués lors des opérations de capture et les enregistrements de vocalisations nous permettront de déterminer les caractéristiques morpho-phénotypiques et sanitaires (parasitisme et pathologies) des populations captives. Nous terminerons ce chapitre par la description de l'histoire démographique des populations de Quenza et de Casabianda.

Nous nous pencherons ensuite sur le fonctionnement social dans les deux enclos au cours de trois années. Nous commencerons par décrire le réseau d'interactions, et les relations de dominance/subordination entre les individus puis le comportement reproducteur des mâles et

enfin la structure sociale qui en émerge, durant la période de reproduction et hors période de rut. L'apport de nourriture artificielle étant devenu indispensable pour ces cervidés en captivité, nous nous appliquerons également à tester l'efficacité du système d'alimentation mis en place. En comparant ces caractéristiques comportementales aux caractéristiques de la population (nombre d'individus, rapport des classes d'âge et de sexe), nous tenterons de montrer comment, notamment au travers du déroulement de la reproduction, la densité et la structure de population influent sur les performances démographiques des populations.

Nous aborderons le dernier chapitre par une caractérisation d'un point de vue génétique des trois populations captives par l'étude des paramètres standards mesurant la diversité génétique. Nous déterminerons ensuite les liens de paternité des faons nés entre 2002 et 2005 dans les enclos de Quenza et de Casabianda. Nous terminerons par une mise en correspondance des paramètres comportementaux observés avec la contribution des mâles à la reproduction.

Nous nous attacherons enfin, lors de la discussion, à traiter les propositions de notre questionnement initial. Quelles sont les caractères spécifiques du cerf Corso-Sarde, dont le statut n'est pas encore bien défini ? Quelles sont les caractéristiques des populations captives qui résultent de leur développement en enclos depuis plusieurs années ? Quels sont les variants et les invariants de l'organisation sociale des populations de cerfs, et quels sont les facteurs sources de variations : densité, structure de population, caractéristiques individuelles ? Cette analyse nous conduira enfin à formuler des propositions de gestion des enclos avec pour objectif d'optimiser leur fonctionnement.







## ***2. Présentation du site***

### ***d'étude***



Le programme de réintroduction du cerf de Corse a débuté par une phase d'élevage de cerfs dans trois enclos, et se poursuit encore actuellement afin de permettre le relâcher *in natura* de plusieurs populations. Ces trois enclos sont géographiquement éloignés les uns des autres afin de limiter les risques pouvant survenir dans l'un des enclos : épizootie, incendie, malveillance.

Des cervidés sont présents dans l'enclos de Quenza depuis 21 ans, dans celui de Casabianda depuis 15 ans et dans celui d'Ania di Fium'Orbu depuis 12 ans. De ce fait la pression exercée par les animaux sur la végétation des enclos est très importante et la majeure partie des ressources naturelles exploitables par les cerfs a été consommée.

Une étude descriptive a été réalisée dans les trois enclos afin de caractériser les types de végétation ainsi que leur localisation et ainsi dresser une cartographie de la végétation. Des relevés de végétation sur des placettes de 100m<sup>2</sup>, selon une méthode d'échantillonnage stratifié (Cochran, 1977), ont décrit les espèces végétales rencontrées, leur hauteur, leur recouvrement, leur abondance et leur état d'abrouissement (annexes 1 et 2). Ces relevés ont été effectués de juillet à septembre 2002, ne révélant ainsi qu'une partie de la végétation surtout pour les espèces herbacées, mais décrivant bien les strates arbustives et arborées. Une comparaison de la végétation des trois enclos montre de grandes différences entre les habitats occupés par ces trois populations (annexe 2).

Un coefficient d'occupation ( $C_o$ ), permet d'évaluer la pression différentielle dans ces trois enclos :

$$C_o = N_m * N_a$$

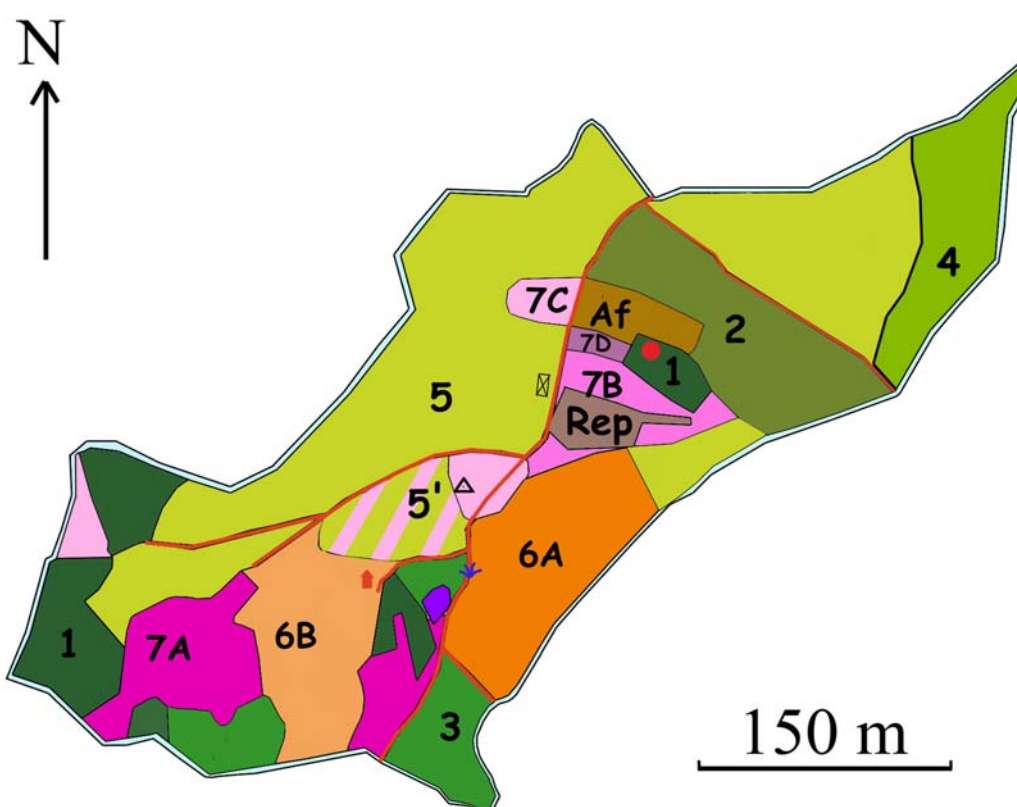
où  $N_m$  est nombre moyen d'individus par hectare et  $N_a$  est le nombre d'années d'occupation.

Il est de 32,3 pour Quenza, 17,6 pour Casabianda et 11,2 pour Ania et classe ces trois enclos dans un ordre qui se retrouve dans l'abrouissement de leur végétation.

### ***1. 1. Enclos de Quenza***

Situé en Corse du Sud dans la région de l'Alta Rocca près des aiguilles de Bavella, à 800 mètres d'altitude, il s'étend sur une superficie de 10,8 hectares.

Il présente des sols épais, de faibles pentes, recouvertes d'une litière conséquente sur la majorité de la zone. On observe quelques monticules formés d'amas de gros blocs de granite et sa végétation est caractéristique de l'étage supra-méditerranéen. Après plusieurs années de fréquentation par les cerfs, la végétation rencontrée a la particularité d'être majoritairement constituée par des formes arborescentes. Les principales essences rencontrées sont le chêne vert (*Quercus ilex*), l'arbousier (*Arbutus unedo*), la bruyère (*Erica arborea*), le pin (*Pinus sp.*) et le frêne (*Fraxinus sp.*) (Boutier & Kidjo, 2002) (figure 8).



**Figure 8 :** Carte de végétation de l'enclos de Quenza réalisée durant l'été 2002 (Boutier & Kidjo, 2002)

### *Légende*

- 1. Chênaie pure (0.86 ha).
- 2. Chênaie à faible proportion d'arbousiers, bruyères, frênes et pins (1.06 ha).
- 3. Chênaie à arbousiers et bruyères (0.58 ha).
- 4. Forêt mixte à dominante de chênes verts (0.84 ha).
- 5. Forêt mixte à chênes verts, arbousiers, bruyères, frênes et pins (3.4 ha).
- 5'. Clairière arborée : chênes vert, arbousiers et bruyères (0.29 ha).
- 6A : A fort recouvrement de pins (0.85 ha).
- 6B : A recouvrement moyen de pins (0.7 ha).
- 7. Clairière (1.98 ha).
- 7A : Zone gyrobroyée (0.63 ha).
- 7B : Zone à fort recouvrement de fougères aigle (0.71 ha).
- 7C : Zone de clairière naturelle à graminées dominantes (0.25 ha)
- 7 D : Zone de clairière avec quelques chênes verts et arbousiers (0.05 ha)
- Af : Place d'affouragement (0.2 ha) où étaient réalisées les observations.
- Rep : Enclos de reprise : (0.15 ha)

## I. 2. Enclos de Casabianda

Situé en Haute-Corse sur la côte orientale au niveau de la mer, cet enclos de 18,6 hectares appartient au pénitencier de Casabianda, il est situé dans une réserve nationale. Le choix de Casabianda constituait un symbole car c'est tout près de là que les derniers cerfs de Corse se sont éteints à la fin des années 1960.

Cet enclos repose sur des alluvions fluviales du Quaternaire. L'ensemble de la zone est particulièrement plat. Le sol est très sec et compact et la litière quasiment inexistante. La végétation de Casabianda est caractéristique de l'horizon inférieur de l'étage méso-méditerranéen. On y rencontre principalement du ciste de Montpellier (*Cistus monspeliensis*), de la bruyère (*Erica arborea*) et du chêne liège (*Quercus suber*) (Boutier & Kidjo, 2002) (figure 9).



**Figure 9 :** Carte de végétation de l'enclos de Casabianda réalisée durant l'été 2002 (Boutier & Kidjo, 2002)

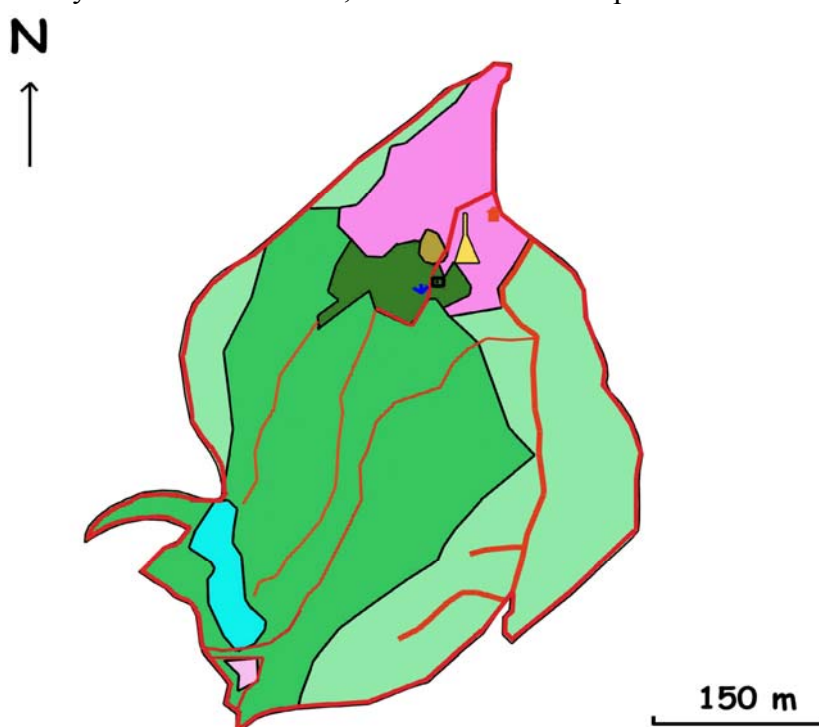
### **Légende**

- Cistaie à chêne liège
- Maquis haut et dense à bruyères dominantes
- Fruticée à cistes et bruyères
- Maquis arboré mixte
- Place d'affouragement où sont réalisées les observations

### I. 3. Enclos d'Ania di Fium'Orbu

Le troisième enclos, celui d'Ania di Fium'Orbu, est situé en Haute Corse, sur un terrain appartenant au Ministère de l'Agriculture, à une altitude variant de 400 à 500 mètres et sa superficie est d'environ 15 hectares.

Les sols de ce secteur sont maigres et la roche mère est souvent affleurante. Ainsi, on rencontre des zones où la litière couvre entièrement le sol, d'autres, où émergent de gros blocs de granite et enfin des zones caillouteuses. La végétation d'Ania est caractéristique de l'étage méso-méditerranéen supérieur. On y rencontre principalement un dense mélange de bruyères (*Erica arborea*) et d'arbousiers (*Arbutus unedo*) parsemé de pins maritimes (*Pinus pinaster*) en densité variable (figure 10). Dans la zone de ruissellement située au sud de l'enclos se développe une petite châtaigneraie (*Castanea sativa*) (Boutier & Kidjo, 2002). Les strates inférieures (herbacée et arborée) sont très peu représentées et la forte pente est à l'origine d'un port couché de la bruyère et de l'arbousier, les rendant ainsi en partie accessibles.



**Figure 10 :** Carte de végétation de l'enclos d'Ania di Fium'Orbu réalisée durant l'été 2002 (Boutier & Kidjo, 2002)

#### Légende

✕	Localisation des placettes	■	Pinède pure
↑	Maisonnette	■	Pinède à arbousier et bruyère
↓	Source	■	Forêt mixte de pins, arbousier et bruyère
□	Camionnette	■	Châtaigneraie
▲	Enclos de reprise	■	Clairière
●	Place d'affouragement	■	Clairière à ellébore

#### ***I. 4. Comparaisons entre enclos***

Cette description des trois enclos fait état d'une végétation dont la composition et la structure ont été fortement modifiées de son état originel par la pression d'abrutissement quotidienne d'une population croissante de cerfs, ne pouvant permettre sa régénération. La comparaison avec l'inventaire floristique de l'enclos de Quenza réalisé par Maillard & Casanova (1994), montre la quasi disparition de certaines espèces très appétentes pour le cerf comme le calycotome (*Calycotome villosa*) et le chèvrefeuille (*Lonicera etrusca*). Finidori (2000) en arrive à des conclusions similaires en comparant la végétation à l'intérieur de l'enclos de Casabianda et celle présente à l'extérieur (très peu consommée en l'absence de bovins, ovins ou caprins et la seule présence de sangliers (*Sus scrofa*) et lièvres (*Lepus europaeus*)).

D'un point de vue floristique, l'enclos de Casabianda est le plus différencié et ses formations végétales sont nettement différentes de celles rencontrées dans les deux autres enclos. Malgré ces différences, près d'un tiers des espèces répertoriées sont retrouvées dans les trois enclos alors que 21 % des espèces recensées ne se trouvent qu'à Casabianda contre 12 % pour Quenza et 15% pour Ania. Des actions d'ouverture du milieu avaient été entreprises il y a quelques années dans les trois enclos. Ces milieux ont réagi de la même manière à Quenza et à Ania en se couvrant principalement de graminées et de fougère aigle, tandis qu'à Casabianda le milieu s'est refermé en une haute et dense cistaie de très faible valeur alimentaire. L'ouverture du milieu en termes de visibilité est la plus grande à Quenza du fait de l'importance de sa strate arborée qui limite le développement du sous-étage. La strate arbustive aussi bien à Ania qu'à Casabianda et la cistaie de ce dernier enclos, limitent très fortement la visibilité à hauteur d'animal.

Un apport alimentaire composé de céréales en grains (blé, maïs, orge) et de fourrage est, depuis quelques années, indispensable. Il est cependant essentiel pour des herbivores, élevés en enclos et destinés à être relâchés en nature, de développer et de maintenir une activité de recherche alimentaire. Des prairies ont ainsi été mises en place durant l'hiver 2004 dans les enclos de Quenza et de Casabianda afin d'augmenter la disponibilité fourragère pour les animaux. Trois prairies, d'une superficie totale de moins d'un hectare et demi, ont été mises en cultures dans l'enclos de Quenza et protégées par des clôtures électriques mobiles, afin de réaliser des rotations d'ouverture aux cerfs. A Casabianda, ce sont 6 hectares de végétation qui ont été girobroyés au ras du sol afin de permettre une repousse des herbacées. Ces changements de milieu se sont avérés majeurs, en termes d'apport alimentaire, pour l'enclos de Casabianda en raison de l'importance de la surface travaillée et de la repousse qui s'en est suivie à la faveur d'un printemps particulièrement humide. La configuration de l'enclos d'Ania et sa végétation ne permettent pas les mêmes aménagements réalisés à Quenza et Casabianda.

Tout le travail concernant les observations du comportement des cerfs a eu lieu dans les enclos de Quenza et de Casabianda et non à Ania di Fium'Orbu du fait de l'observabilité très limitée durant le nourrissage des animaux. La capture de février 2002 à Ania de 17 individus dont 16 furent relâchés dans la vallée de l'Asinao a réduit la population de l'enclos à 8 individus. A partir de cette période et durant de longs mois il fut très difficile d'observer les animaux aux mangeoires. Les informations recueillies sur une partie de la population de cet enclos sont des mesures morphométriques et des prélèvements pour des analyses génétiques.







***3. Caractéristiques***  
***biologiques des***  
***populations captives de***  
***cerf de Corse***



Dans ce chapitre, après avoir décrit les matériels et protocoles utilisés, nous traiterons successivement :

- des caractéristiques morphométriques des individus des enclos de Quenza, Casabianda et Ania,
- des différentes périodes qui constituent le cycle biologique du cerf de Corse,
- des caractéristiques bioacoustiques et comportementales des vocalisations émises par le cerf de Corse
- des caractéristiques sanitaires des populations captives de Quenza et de Casabianda,
- de la dynamique des populations des enclos de Quenza et de Casabianda depuis leur création.

## ***I. Matériels et méthodes***

### ***I. 1. Préparation des captures***

Notre travail reposait sur la capture des cerfs pour la caractérisation des populations (prélèvements et mesures) et pour la reconnaissance individuelle immédiate (marquage), nécessaire à la réalisation du suivi éthologique des populations. Nous avons donc dès le début de l'étude mis en place une campagne de capture dans les trois enclos (Quenza, Casabianda et Ania).

Le cycle biologique du cerf de Corse impose par lui-même une période restreinte dans l'année pour effectuer cette manipulation des animaux. C'est durant les mois de février et mars qu'il est le moins délicat d'imposer une telle opération aux cervidés. En effet, la gestation des femelles n'est pas encore trop avancée, les mâles sont en période de chute des bois et les jeunes de l'année précédente sont assez grands pour ne pas être piétinés. La capture de la population nécessitait l'enfermement des individus dans un enclos de reprise construit à l'intérieur de l'enclos d'élevage. C'est un petit enclos (moins d'un quart d'hectare) en forme d'entonnoir qui permettait de « pousser » les animaux dans un couloir afin de les isoler individuellement à la sortie pour être manipulés (figure 11).

La préparation commençait par habituer pendant au moins 2 mois les animaux à entrer dans cet enclos de reprise par un portail (4 à 5 mètres de large) afin de venir s'y alimenter. La réussite de l'opération dépendait donc en partie de la propension des individus à rentrer dans ce mini-enclos. A Quenza, il était plus aisé qu'à Casabianda de faire rentrer toute la population lors de la distribution de la nourriture et de refermer ensuite manuellement le portail derrière les animaux. En effet les animaux plus farouches à Casabianda et souvent moins en attente du complément de nourriture nous ont amenés à élaborer un système de fermeture du portail à distance (200 mètres de câble) car ils n'étaient que trop peu nombreux à entrer dans l'enclos en présence de la personne qui les nourrissait.



11

**Figure 11 :** Crush à la sortie du couloir de l'enclos de reprise à Quenza.

Une fois enfermés, le jour de la capture (ou la veille), il fallait « pousser » les animaux dans le couloir (clos à son issue) souvent à l'aide d'une longue bâche tendue et tenue par les capteurs. Puis l'on triait les individus dans les box qui composent la partie terminale du couloir en essayant d'isoler les individus potentiellement

dangereux pour les autres (les grands mâles et les jeunes mâles qui ont encore leurs dagues). S'ensuivait l'installation du crush (appareil de contention) et la préparation du matériel afin de procéder aux prélèvements, mesures et marquage de chaque individu. La réalisation d'une capture nécessitait la participation d'au moins une quinzaine de personnes (agents du PNRC), la plupart du temps assistés par un vétérinaire (Dr Marianni ou Dr Parodis).

Chaque animal a été marqué individuellement (collier et/ou boucle d'oreille, figure 12) et fait l'objet de prélèvements de peau pour une analyse génétique. D'autres prélèvements et mesures ont été réalisés selon l'état de stress et d'agitation de l'animal, qui était ensuite mis en sabot pour être pesé puis relâché dans l'enclos ou transporté sur un autre site de relâcher. A chaque opération de manipulation des animaux, toutes les informations recueillies (types de prélèvement, mesures, marquage, etc....) ont été notées sur des fiches de capture individuelles (annexe 3). Des tables reprenant l'essentiel de ces données pour les captures effectuées de 2002 à 2006, sont présentées en annexe 4.



12

**Figure 12 :** Groupes de femelles marquées à l'enclos de Quenza

Entre 2002 et 2006, nous avons procédé à quatre sessions de captures au cours desquelles nous avons manipulé près de 226 animaux dans les trois enclos, certains d'entre-eux ayant été capturés quatre fois. Au total ce sont 139 individus différents qui ont été au moins marqués et dont un échantillon de peau a été prélevé (pour les analyses génétiques).

## 1. 2. Caractéristiques morphométriques

A chaque capture nous avons effectué des mesures morphométriques sur les animaux. C'est la contention manuelle à terre sur une bâche qui permettait de réaliser le plus grand nombre de mesures, mais elle est aussi la plus dangereuse à la fois pour l'homme et pour l'animal.



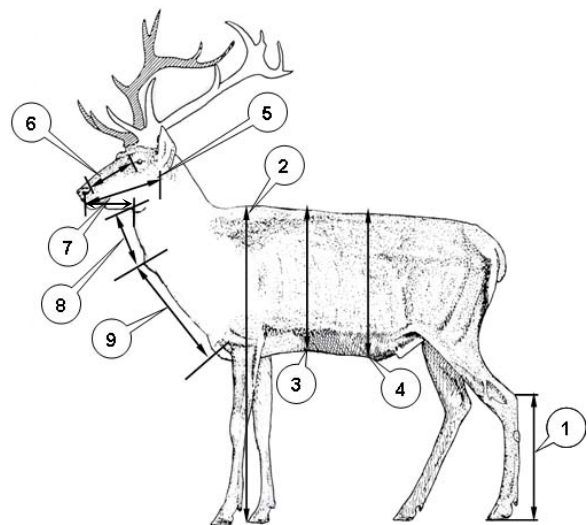
L'utilisation du crush (figure 13) diminue énormément les risques de blessure pour l'homme et l'animal mais réduit de fait l'accessibilité au corps de l'individu et donc la possibilité d'effectuer certaines mesures.

**Figure 13 :** Cerf maintenu dans le crush ce contention.

Le crush est cependant préférable d'utilisation car il permet une contention plus efficace et une moindre manipulation de l'animal qui reste bloqué debout. Il participe également par une contention plus aisée, à une réalisation plus rapide des différents prélèvements et diminue ainsi le temps et donc la durée du stress intense que subissent les cerfs lorsqu'ils sont manipulés. Le crush de contention a été mis en place à partir des captures de l'année 2003 et fut constamment utilisé par la suite. Nous avons ainsi effectué des mesures sur 135 individus dont certains à plusieurs reprises (jusqu'à quatre fois) constituant ainsi un jeu de données de plus de 200 mesures. Nous disposons sur les quatre séries de captures réalisées (2002, 2003, 2004 et 2006) d'un suivi de croissance pour une partie des individus.

Les mesures de longueur étaient réalisées à l'aide d'un mètre-ruban de 150 cm ou d'un décimètre souple (pour la longueur totale, du museau à la naissance de la queue) et toujours par la même personne afin de réduire la variabilité de la prise de données due à l'opérateur (figure 14). La longueur de la patte arrière était mesurée à l'aide d'un pied à coulisse spécialement fabriqué à cet effet. Quant au poids, il était pris à la sortie du crush, l'animal étant enfermé dans un sabot accroché à un peson (poids de l'individu = poids du sabot plein – poids du sabot vide).

- 1 Longueur du pied arrière
- 2 Hauteur au garrot
- 3 Tour du thorax
- 4 Tour de l'abdomen
- 5 Longueur de la mandibule (du condyle aux incisives)
- 6 Longueur du museau (de la commissure de l'œil aux incisives)
- 7 Longueur incisives - os hyoïde
- 8 Longueur os hyoïde - larynx
- 9 Longueur larynx - pointe du sternum



**Figure 14 :** Mesures relevées sur des individus capturés

Sur les dix mesures préconisées (figure 14), quatre ou cinq ont pu être réalisées régulièrement. Nous présenterons ainsi les résultats portant essentiellement sur les mesures de poids, de longueur mandibule et de longueur totale caractérisant les différentes catégories d'individus par âge et par sexe.

Un calcul de corrélations a été effectué entre chaque paire de huit séries de mesures (poids, L. totale, L. pied arrière, L. mandibule, L. museau, L. incisive-os hyoïde, L. os hyoïde larynx et L. larynx-sternum) afin de déterminer les caractéristiques morphométriques les plus apparées. Le tableau et le graphique sont présentés en annexe 5.

Afin de tester des différences potentielles de morphologie entre les populations des 2 enclos de Quenza et Casabianda, nous avons réalisé une Analyse de Variance Multivariée (MANOVA) sur un échantillon de 123 individus. Pour comparer plusieurs échantillons, un test global a d'abord été réalisé. Si ce test montrait une différence significative au seuil de 0,05, des tests de comparaisons multiples étaient alors effectués pour identifier les échantillons qui présentaient une différence significative. Afin de conserver un taux d'erreur global de 0,05, nous avons appliqué la correction de Bonferonni en abaissant le seuil des comparaisons binaires à  $0,05/c$ , où  $c$  est le nombre des tests réalisés (Scherrer, 1984). Le faible échantillonnage de données pour la population de l'enclos d'Ania ne nous a pas permis de l'intégrer au test statistique. Pour effectuer le traitement statistique nous avons regroupé les individus en trois classes d'âge (1 an, 2 ans et adulte) qui présentaient une taille d'échantillon suffisante pour faire la comparaison. Les mâles de 3 à 5 ans trop peu nombreux ont été écartés de l'analyse. Ils sont de plus en phase de croissance et n'ont pas atteint leurs mensurations adultes.

### *1. 3. Cycle biologique du cerf de Corse*

Les observations se sont déroulées au cours de 3 périodes distinctes, le matin dans l'enclos de Quenza et en fin d'après midi à Casabianda, car depuis des années les animaux ont été habitués dans chaque enclos respectif, à être alimentés durant ces phases de la journée. La première période d'observations a eu cours durant la période de reproduction de l'année 2002, du 4 septembre au 8 novembre. En février et mars 2003 nous avons préparé une campagne de capture dans les deux enclos, ce qui nécessitait d'habituer les animaux à venir s'alimenter dans l'enclos de reprise. Du fait du changement de comportement spatial et interactif des animaux, aucune observation n'a été réalisée durant ces mois de préparation aux captures. La deuxième période d'observations débuta le 22 avril pour se terminer le 14 décembre de l'année 2003. Une seconde campagne de capture fut ensuite mise en place dans les enclos de Quenza et Casabianda en 2004. Les objectifs, outre le marquage et le contrôle des animaux pour cette étude, étaient de relâcher un groupe d'individus provenant de chaque enclos sur le site de Saint Pierre de Venaco. Suite à ces opérations une troisième période d'observations commença le 10 avril 2004 pour se terminer le 31 mars 2005.

Dans chaque enclos, hormis durant la période de rut où les observations étaient quotidiennes, le protocole impliquait 2 séances d'observations par semaine. En dehors de ces journées de recueil de données et durant la période de préparation des captures des informations relatives

aux naissances, la chute des bois, la mortalité, etc.... étaient recueillies par le personnel des enclos afin de compléter nos observations.

Chez cette espèce à fort dimorphisme sexuel et au système de reproduction polygyne, la période de reproduction (le rut) se caractérise par des changements importants du comportement interactif des animaux qui génèrent des changements de l'organisation. Il nous fallait donc définir sur la totalité de la durée du protocole d'observation, une période de reproduction qui se distinguerait d'une période « hors rut ».

### √ *Période de reproduction*

Nous avons défini la période de reproduction d'après une de ses manifestations les plus flagrantes, l'activité de brame. Ce comportement apparaît chez les mâles adultes (surtout chez le mâle dominant) au début du rut, puis passe par une phase de forte activité, s'estompe et finit par disparaître en fin de rut. Les vocalisations des grands mâles ont été préférées au comportement sexuel, car celui-ci est émis par la majorité des mâles de tout âge, et apparaît de manière sporadique en dehors de cette période.

Les observations qui avaient lieu deux fois par semaine dans chaque enclos, devenaient alors quotidiennes dans les deux enclos aux premiers brames entendus. Lorsqu'à la fin du rut il se passait deux ou trois jours consécutifs sans que ne soit entendu un brame, nous reprenions le rythme de 2 observations par semaine et par enclos. Au vu des courbes obtenues caractérisant l'activité de brame pour chaque enclos et année, nous avons décidé de centrer la période de rut, couvrant les 90 % des brames émis, sur la date médiane. Chaque 5 % de vocalises entendues en début et fin de période est considéré alors comme une phase de transition, d'émergence et de disparition de comportements particuliers.

### √ *Chute et repousse des bois*

Nous avons noté à quelle période les mâles (de toutes catégories d'âge) perdaient leurs bois et recueilli des observations régulières sur le refait et la frayure. Nous présenterons ainsi le déroulement du cycle des bois, de leur chute à la période de refait.

### √ *Les modifications du pelage*

La mue a été notée lors des observations régulières pour tous les individus en distinguant trois phases repères dans la mue : le début (apparition de poils de couleur différente ou perte des poils), un état intermédiaire et la fin de la mue (transformation totale de la couleur du pelage).

### √ *Période de mise bas*

Il est très difficile d'assister à la mise-bas d'un faon, la femelle se mettant généralement à couvert pour cela. Aussi nous n'avons pas pour ambition (de crainte également de déranger les mères), de connaître exactement les dates de naissances des faons. Nous avons par contre noté la date de première venue du faon autour de la place d'alimentation durant le nourrissage. Nous avons ainsi noté pour tous les faons de chaque cohorte de 2003 et 2004 dans les deux enclos, la date où nous l'apercevions pour la première fois. On estime que les faons commencent à accompagner leur mère sur le site d'alimentation alors qu'ils ont à peine une semaine. Nous présenterons le calendrier des faons vus pour la première fois dans chaque

enclos et ce pour les deux années afin de caractériser la répartition des naissances dans le temps.

#### √ *Période de lactation*

Nous notions à chaque observation d'allaitement l'identité des femelles qui étaient vues en train d'allaiter. Nous avons pu ainsi évaluer la période de lactation que nous avons caractérisée par un pourcentage du nombre de femelles allaitantes sur le nombre de femelles suitées en fonction du temps.

### ***I. 4. Caractérisation des vocalisations***

Le brame qu'émettent les mâles durant la période de rut est le plus spectaculaire des sons émis durant l'année. Il existe cependant d'autres vocalisations, que l'on peut entendre à une autre période du cycle biologique chez le cerf élaphe. Dans le cadre des relations sociales, particulièrement fortes durant les premiers mois de vie des faons, les mères interagissent vocalement avec leur faon à de nombreuses occasions. Afin de caractériser les vocalisations du cerf de Corse par leur structure acoustique, nous avons étudié la fréquence fondamentale  $F_0$  et les formants des vocalises émises par les mâles, les femelles et les faons.

Une onde sonore de hauteur constante est composée d'une superposition de sons élémentaires nommés harmoniques dont les fréquences sont des multiples entiers de la fréquence fondamentale  $F_0$ . La fréquence fondamentale  $F_0$  est la composante spectrale la plus grave d'un son et correspond à l'harmonique zéro ou de premier rang. La fondamentale, générée par les vibrations laryngées, est la fréquence de vibration des cordes vocales et détermine la hauteur du son, une fondamentale élevée caractérisant un son aigu et une fréquence basse un son grave. Cette onde sonore est alors filtrée dans des cavités de résonance que sont les cavités nasales, buccales, labiales et pharyngées. Les fréquences de résonance de ces cavités supra-laryngées ont pour effet de neutraliser certaines harmoniques et d'en amplifier d'autres. Les ensembles d'harmoniques qui sont amplifiés sont appelés les formants ( $F_1, F_2, F_3$ , etc...). La hauteur de chacun des formants est inversement proportionnelle à la longueur du tractus vocal de l'animal (Fant, 1960; Fitch, 1997; Titze, 1994). Par conséquent, plus le tractus vocal est long, plus la fréquence des formants est basse et la fréquence minimale des formants observée correspond à une élongation maximale du tractus vocal (larynx dans sa position la plus basse) réalisée par l'animal au cours de cette vocalisation. La longueur du tractus vocal est ainsi calculée d'après les fréquences  $F_i$  des formants successifs ( $F_1, F_2, \dots, F_i$ ) par les formules suivantes (Reby & McComb, 2003a; Titze, 1994) :

$$\Delta F = \frac{2F_i}{2i - 1} \quad \Delta F \text{ est l'espace moyen de fréquence des formants}$$

Et

$$VTL = \frac{c}{2\Delta F} \quad VTL \text{ (Vocal Tract Length) est la longueur du tractus vocal et } c \text{ la vitesse du son dans l'air (environ 350 m/s dans le tractus vocal d'un mammifère).}$$



La taille relativement inférieure du cerf corse, notamment des mâles, par rapport au cerf élaphe continental, devrait donc en théorie affecter le signal dans le sens d'une augmentation de la hauteur des composantes spectrales dans le domaine des fréquences. En effet, la réduction de la longueur et de la masse des cordes vocales qui pourrait être attendue dans le cadre d'une allométrie, devrait entraîner une augmentation de la fréquence fondamentale (Titze, 1994), et un tractus vocal plus court devrait augmenter la hauteur et l'espacement des fréquences de résonances (Fitch, 1997; Reby & McComb, 2003a).

Nous présenterons dans ce chapitre les études réalisées sur les vocalisations d'un point de vue bioacoustique et comportemental. Il s'agissait de caractériser et de comparer les vocalisations du taxon *Cervus elaphus corsicanus* avec des vocalisations de cerf d'Ecosse, de cerf élaphe continental et de daim (*Dama dama*).

Nous avons caractérisé trois types de vocalisations : le brame des mâles (1) durant le rut et les vocalises échangées entre les femelles (2) et les faons (3), pendant la période qui suit la mise-bas. Pour cela, nous avons utilisé des outils de traitement numérique des signaux sonores, qui permettent d'extraire et d'analyser des composantes spectrales des vocalisations qui nous renseignent indirectement sur le comportement phonateur et l'anatomie de l'appareil vocal de l'animal émetteur.

#### ***1. 4. 1. Enregistrements des vocalisations***

Nous avons enregistré plus de 700 vocalisations de 7 cerfs mâles, de 12 femelles et de plus de 4 faons. Les enregistrements ont été réalisés dans les enclos de Quenza et de Casabianda. Les brames des mâles ont été enregistrés durant les périodes de rut de 1999, 2001, 2002 et 2004. Les vocalisations des femelles et des faons l'ont été durant la période suivant les naissances de 2003 et 2004, de mi-mai à fin juillet.

Les enregistrements sonores ont été effectués à des distances comprises entre 6 et 40 m, au moyen d'un microphone Telinga pro-III-S et d'un enregistreur numérique DAT Sony TCD D-7 (résolution d'amplitude : 16 bits, fréquence d'échantillonnage : 48 kHz).

Les enregistrements vidéo ont été réalisés à l'aide d'une caméra Sony DCR-TRV330E digital 8 montée sur un trépied et munie d'un micro. Les séquences sonores numériques ont été importées sur un Macintosh Quadra 950 via une carte son Audiomeia 2 contrôlée par le logiciel Sound Designer. Nous avons ensuite convertis les fichiers sonores à la fréquence d'échantillonnage de 11.127 kHz, reproduisant fidèlement les fréquences comprises entre 0 et 5550 Hz.

Ce sont au total 203 trains de brames soit 497 vocalises émis par 7 mâles qui ont été enregistrés et analysés, mais également 119 vocalisations de 12 femelles et 77 vocalisations de plusieurs faons (au minimum 4) émises après la période de mise bas.

### ***I. 4. 2. Analyses des vocalisations***

Nous avons visualisé la dynamique de la structure spectrale des vocalisations en éditant des spectrogrammes à bande étroite à l'aide du logiciel SoundEdit 16 V2.0.

#### **√ *Fréquence fondamentale***

Toutes les analyses acoustiques ont été réalisées avec le logiciel PRAAT (Boersma & Weenink, 1992). Le tracé de la fréquence fondamentale ( $F_0$ ) a été extrait en utilisant la commande intégrée « To Pitch (CC) » du logiciel, permettant d'effectuer les mesures de la durée de la vocalisation, de sa fréquence de début et de fin, ainsi que des valeurs minimales, moyennes et maximales de cette fréquence ( $F_0$ ). Les valeurs minimales et maximales ont été déterminées en se basant sur le tracé de la courbe  $F_0$  observée sur le spectrogramme. Les valeurs abusives et les sauts d'octave ont été corrigés manuellement en éditant la fenêtre du « Pitch » sur la base du spectrogramme à bande étroite. En présence de subharmoniques, le choix de la fréquence fondamentale ( $F_0$ ) se faisait systématiquement au-dessus des subharmoniques. Les extraits sonores présentant une source de bruit extérieur trop important, nuisant au signal, n'ont pas été utilisés afin de ne pas en extraire de valeurs erronées.

#### **√ *Formants***

Les 8 premières fréquences des formants ont été mesurées en utilisant le LPC de l'algorithme des formants de PRAAT (Burg). Le nombre de formants attendus en dessous de la fréquence de 2500Hz était entre 8 et 11, pour un tractus vocal mesurant de 60 à 80 cm. Pour 187 échantillons utilisés, nous avons extrait le tracé des 8 premiers formants dans le but de quantifier la variation globale de fréquence des formants du brame du cerf de Corse.

## ***I. 5. Caractéristiques sanitaires des populations captives***

Afin d'acquérir des informations sur l'état sanitaire des populations captives, nous avons travaillé avec quatre techniques : les analyses coprologiques, les autopsies d'animaux récemment décédés, la recherche de parasites externes sur la peau et les analyses sanguines. Les recherches effectuées dans les fèces et les organes avaient pour objectif l'identification des endoparasites et l'estimation de la charge parasitaire, celles sur la peau l'étaient pour l'identification d'ectoparasites. Quant aux prélèvements sanguins ils nous ont permis de réaliser un suivi des pathologies, notamment de la fièvre catarrhale qui a fait son retour en Corse depuis 1999-2000.

### ***I. 5. 1. Recherche des pathologies***

A chaque capture d'animaux en enclos nous avons effectué des prélèvements sanguins sur une grande majorité des individus, par ponction jugulaire en tube sec (pour la sérologie) principalement et en EDTA (pour la virologie). Les échantillons étaient ensuite envoyés au laboratoire de Bastia pour que le sang y soit analysé. Nous nous sommes concentrés sur le diagnostic de maladies abortives (Chlamydie, fièvre du Queensland, toxoplasmose et

brucellose), de la fièvre catarrhale, de la paratuberculose et de l'arthrite encéphalite caprine virale (CAEV).

Les recherches d'anticorps pour la brucellose ont été effectuées selon la méthode de fixation du complément (FC) et celle de l'épreuve à antigène tamponné (EAT). Pour les autres pathologies, c'est la méthode ELISA qui a été employée.

Des sérologies et des analyses virologiques (pour la fièvre catarrhale) ont été pratiquées sur les échantillons sanguins prélevés lors des captures, durant les hivers 2002, 2003, 2004 et 2006, principalement pour les cerfs des enclos de Quenza et de Casabianda.

## ***I. 5. 2. Recherches parasitologiques***

### ***√ Analyses coproscopiques***

Pour une analyse différée des fèces, il est nécessaire de faire subir à l'échantillon un processus de stabilisation afin de fixer les éléments parasitaires dans leur état original, de ne pas détériorer morphologiquement ces éléments parasitaires et éviter toute contamination extérieure (Bourdeau *et al.*, 1983).

Deux séries de prélèvements ont été effectuées lors de captures d'animaux dans les enclos de Quenza, d'Ania et de Casabianda, durant les mois de février 2002 et 2003, sur plusieurs individus mâles, femelles et jeunes. Les fèces ont été prélevées directement dans le rectum de l'animal, durant la contention, permettant ainsi d'éviter toute contamination extérieure et d'attribuer l'échantillon à un individu.

La première série de prélèvements de fumées fraîches à Quenza et Ania a été conservée dans des piluliers remplis d'éthanol à 95%. Les prélèvements réalisés en 2003 ont été conservés dans du formol dilué à 10%. Une troisième campagne de prélèvements de fèces a été réalisée tous les deux à trois mois, de mars 2004 à mars 2005 afin de couvrir une saison parasitaire, et ce dans les enclos de Quenza et de Casabianda. Les matières fécales étaient ramassées à terre juste après le nourrissage des animaux, permettant l'attribution des échantillons à un enclos et non à un individu. Ces prélèvements indirects étaient réalisés autant que possible sur la couche superficielle des matières fécales afin de limiter les risques de contamination (Loudière, 1996) puis étaient conservés dans des piluliers de formol à 10%.

Une première approche qualitative a été privilégiée afin d'identifier divers espèces ou genres de parasites que l'on pouvait trouver dans ces élevages de cerfs de Corse. Une deuxième méthode, celle-ci quantitative (numération en cellule de Mac Master), avait été envisagée pour déterminer le taux d'infestation par individu. Cette dernière n'a cependant pas été utilisée au vu des résultats de l'approche qualitative. Nous avons en effet trouvés trop peu d'éléments parasitaires sur les lames pour espérer quantifier la charge parasitaire individuelle. L'examen microscopique en coprologie a été réalisé sur de petites quantités de matières fécales mises en suspension dans un petit volume d'eau. Cette suspension devait être assez homogène et transparente pour être observée entre lame et lamelle au microscope. L'observation de la préparation se faisait généralement au faible grossissement (objectifs X4 ou X10) afin de rechercher la présence d'œufs et de larves de parasites.

Deux autres méthodes ont été utilisées à des fins de recherche d'éléments parasitaires sur les échantillons formolés des captures de 2003 et sur quelques échantillons frais (Guerini, 2003).

✓ *1<sup>ère</sup> méthode : Enrichissement par flottaison*

La suspension des fèces est réalisée dans une solution saturée de sulfate de magnésium dont la densité ( $d=1,26$ ) est nettement plus élevée que celle des éléments parasitaires (voisine de 1). Ces derniers, après 24 heures de repos ou mieux après centrifugation, ont été recueillis dans le surnageant. Les échantillons ont ensuite été observés en cellule de Mac Master.

✓ *2<sup>ème</sup> méthode : Enrichissement par sédimentation*

Les fèces sont mises en suspension dans 5 à 10 fois leur poids d'eau puis elles sont broyées, bien mélangées, puis tamisées. La fraction liquide est laissée à reposer pendant 24 heures puis le surnageant est retiré et homogénéisé pour être examiné ensuite entre lame et lamelle.

Nos investigations coproscopiques ont porté sur plus de 150 échantillons de fèces entre 2002 et 2005. Au vu des résultats obtenus caractérisant un très faible taux de parasitisme, nous avons cherché à valider la méthode de recherche parasitaire que nous avons utilisée sur les cerfs. Nous avons ainsi prélevé des fèces de chèvres d'un troupeau en élevage extensif à proximité de l'enclos de Quenza, à la fin du mois de juin 2004 (avant traitement antihelminthique). Sept prélèvements ont été réalisés puis conservés et analysés selon le même protocole que celui utilisé pour les cerfs (conservation dans le formol à 10%). Le bien fondé du protocole fut confirmé car nous avons trouvé plusieurs types de parasites et ce, en grande quantité dans les échantillons analysés.

Une ultime vérification du protocole de conservation a été effectuée en octobre 2006 par l'analyse de ces échantillons conservés depuis plus de deux ans dans les flacons de formol. On retrouve alors pour ces derniers les mêmes résultats que ceux obtenus 2 ans auparavant.

✓ *Autopsies*

Lors du constat du décès récent d'un animal dans un enclos, nous avons prélevé la totalité de l'appareil digestif, le cœur, le foie et les poumons afin des les analyser au laboratoire de parasitologie de l'université de Corte. Les poumons sont disséqués en commençant par les bronches pour aller plus avant dans les ramifications de l'arbre broncho-pulmonaire et terminer par les petites bronchioles. Le cœur est lui aussi découpé afin de détecter la présence d'éventuelles larves (L4) en cours de migration vers le poumon. Le foie est examiné tout d'abord en estimant son aspect et sa couleur puis disséqué à son tour. Les contenus de la panse (rumen), du bonnet (réticulum), du feuillet (omasum) et de la caillette (abomasum) sont recueillis puis passés au travers de 5 tamis superposés (maille de 2,5 à 0,5 mm) dont les contenus sont analysés. Une fois vidés, ces 4 organes du système digestif sont lavés afin d'examiner les muqueuses de leurs parois internes. Les intestins sont également vidés puis leur contenu est filtré à l'aide des tamis pour une recherche d'éventuels macroparasites.

✓ *Recherche d'ectoparasites*

La capture par anesthésie de certains individus a permis une recherche exhaustive des ectoparasites sur le corps de l'animal, la contention par le crush limitant l'accès à certaines

zones potentiellement plus parasitées (zone urogénitale, mamelles, entre cuisses). De plus les captures hivernales, ne favorisent pas le recueil de tiques et de puces. Les ectoparasites ont été conditionnés dans l'éthanol (95%) pour être ensuite observés à la loupe binoculaire et identifiés à l'aide d'une clé de détermination (Perrier, 1929).

## ***I. 6. Structure et dynamique des populations des enclos***

Nous présenterons ici les populations des enclos de Quenza et de Casabianda sur lesquelles nous avons centré nos observations.

Pour l'analyse démographique, nous avons classé les individus en 4 catégories :

- jeune mâle : 0 - 12 mois
- jeune femelle : 0 - 12 mois
- mâle adulte : plus de 12 mois
- femelle adulte : plus de 12 mois.

### **√ Evolution de l'effectif des populations**

Le calcul de l'effectif annuel a été basé sur un décompte des animaux vivants au 31 décembre de chaque année.

### **√ Evolution de la densité de population**

Le calcul de la densité de population a été réalisé à partir de l'effectif total des populations au 31 décembre, divisé par la superficie de l'enclos (Quenza : 10,8 ha ; Casabianda : 18,6 ha).

### **√ Taux d'accroissement**

Le taux d'accroissement annuel de la population a été estimé selon la formule suivante :

$$t_{(n)} = [ E + NS + IN - ( M + EX ) ] / E$$

où :

- $t_{(n)}$  = taux d'accroissement de l'année n
- E = nombre d'animaux vivants au 31 décembre de l'année n-1.
- NS = nombre d'animaux nés entre le 1er janvier et le 31 décembre de l'année n,
- IN = nombre d'animaux introduits entre le 1er janvier et le 31 décembre de l'année n,
- M = nombre d'animaux morts entre le 1er janvier et le 31 décembre de l'année n,
- EX = nombre d'animaux exportés entre le 1er janvier et le 31 décembre de l'année n,

### **√ Sex ratio des adultes**

C'est le rapport du nombre de femelles de plus de 1 an au nombre de mâles de plus de 1 an.

### **√ Taux de fécondité**

C'est le rapport du nombre de femelles suitées observées durant la période des naissances, sur le nombre de femelles matures, soit le nombre de femelles âgées de plus d'1 an au 31 décembre de l'année précédent l'apparition de la cohorte.

Afin de déterminer si le taux de fécondité dépendait de l'enclos et de l'année, nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé (distribution de la variable réponse : binomiale ; fonction

de lien : logit), dans lequel le taux de fécondité était fonction de l'enclos, de l'année et de l'interaction entre les deux facteurs. Le modèle linéaire permet de savoir comment une variable dépendante continue, suivant une distribution normale, dépend de variables indépendantes discrètes et/ou continues (l'anova et la régression linéaire sont des cas particuliers du modèle linéaire). Le modèle linéaire généralisé permet de faire la même chose pour des variables dépendantes ne suivant pas une distribution normale, mais d'autres distributions classiques comme la distribution binomiale ou la distribution de Poisson. Dans le cas présent, l'analyse des variations du taux de fécondité nécessitait de ne tenir compte que de la période commune de fonctionnement des deux enclos, soit de 1992 à 2006.

### √ *Sex ratio à la naissance*

C'est le nombre de faons femelles sur le nombre de faons mâles d'une même cohorte.

### √ *Taux de mortalité*

Le taux annuel de mortalité est calculé selon la formule :

$$t_{(m)} = M / ( E + NS + IN - EX )$$

Afin de caractériser les translocations d'individus et les relâchers *in natura*, nous avons calculé les taux d'importation et d'exportation pour chaque enclos pour les années concernées (tableaux 12 et 13).

Le taux d'exportation d'un enclos a été calculé selon la formule :

$$t_{(exp)} = EX / ( E + NS + IN - M )$$

Le taux d'importation d'un enclos a été calculé selon la formule :

$$t_{(imp)} = IN / ( E + NS - EX - M )$$

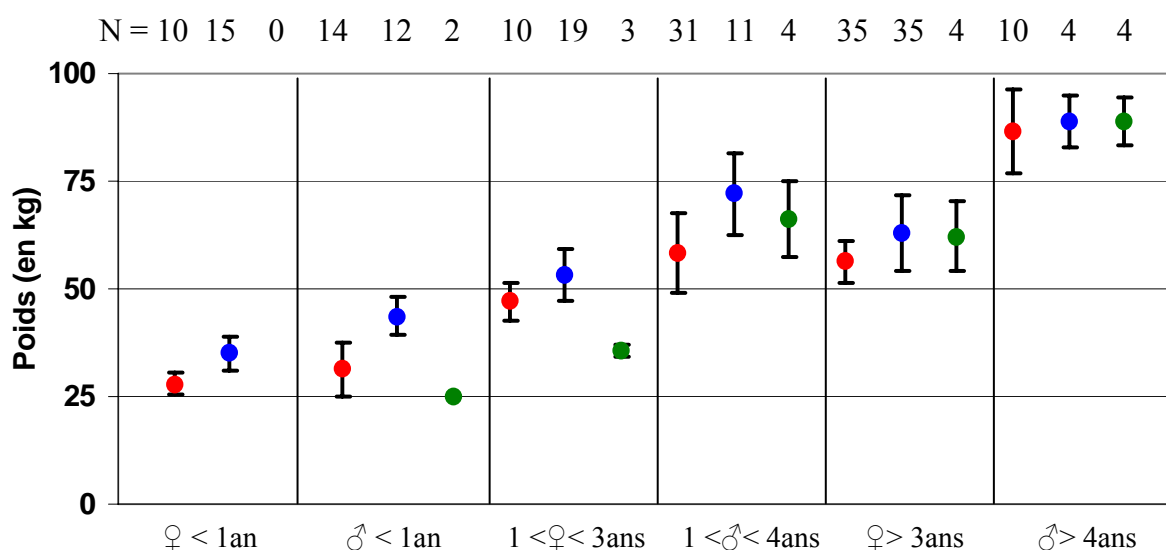
La dynamique des populations des enclos de Quenza et de Casabianda a été reconstituée majoritairement à partir des archives du Parc et des cahiers d'élevage.

Afin de déterminer d'éventuelles particularités de l'évolution du taux de mortalité, nous avons appliqué le modèle linéaire généralisé dans les mêmes conditions que pour le taux de fécondité.

## II. Résultats

### II. 1. Caractéristiques morphométriques

Nous avons choisi de présenter pour indicateurs d'état, le poids qui renseigne sur l'état d'engraissement de l'animal et la longueur de la mandibule qui est une des mesures osseuses qui délivre une information sur la croissance de l'individu. Nous avons naturellement séparé les mâles des femelles de cette espèce qui présente un fort dimorphisme sexuel. Les classes d'âge sont déterminées d'après des stades de croissance mais également en fonction de l'effectif de l'échantillon dont nous disposons. La première classe d'âge correspond à des individus qui ont environ 10 mois, la deuxième caractérise des animaux en phase de croissance et la troisième comprend les adultes qui pourront présenter des variations de poids d'une année à l'autre. Les adultes, étant normalement arrivés à terme de leur croissance, ne devraient pas présenter de fortes variations de mesures osseuses.



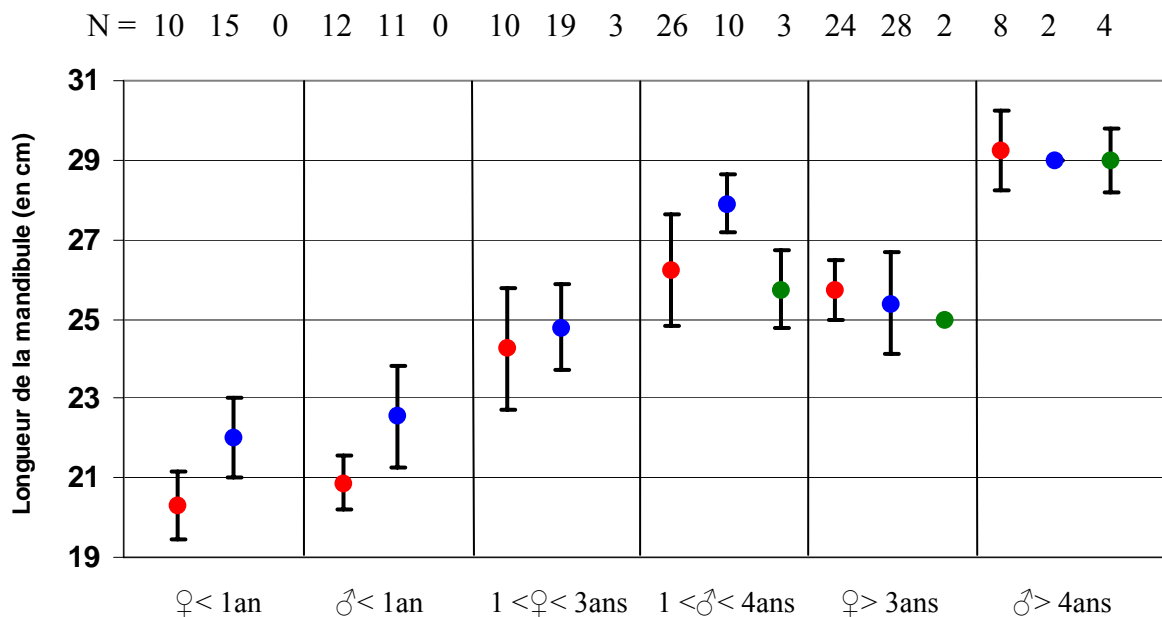
**Figure 15 :** Caractérisation du poids (moyenne et écart-type en kg) par catégorie d'individus (sexe et âge) et par population (Quenza en rouge, Casabianda en bleu et Ania en vert). N est l'effectif de l'échantillon. Les barres verticales représentent l'écart-type de chaque échantillon.

Au niveau du poids, on observe une même dynamique de croissance dans les trois enclos et un dimorphisme sexuel fortement marqué dès la première année passée (figure 15). Le poids des animaux de Casabianda est en général supérieur à celui des individus des deux autres enclos, différence qui semble s'estomper à l'âge adulte pour les mâles mais perdurer pour les femelles. Les poids obtenus pour l'enclos d'Ania, bien que l'échantillonnage soit faible, semblent témoigner d'une période (en 2002) de surdensité de la population dans l'enclos par rapport aux ressources alimentaires disponibles, ce qui a affecté fortement le développement des jeunes.

**Tableau I :** Tableau comparatif des mesures de poids obtenues chez le cerf de Corse et le cerf élaphe continental (Bonnet & Klein, 1991).

	Cerf de Corse			Cerf élaphe continental
	Min.	Moy.	Max.	Indicateurs de poids
Faons ♀	24	32	42	45 à 60 kg
Faons ♂	21	36	51	
Jeunes ♀	34	50	65	60 à 70 kg
Jeunes ♂	46	62	88	70 à 110 kg
♀ adultes	42	60	83	90 à 130 kg
♂ adultes	77	88	110	170 à 220 kg

Dès le plus jeune âge, le poids du cerf élaphe continental est plus important que celui du cerf de Corse, différence qui ne cesse d'augmenter au fur et à mesure que grandit l'animal (tableau I). On observe ainsi d'une différence d'une dizaine de kilos pour les faons en faveur du cerf continental, et une différence d'une cinquantaine de kilos pour les femelles adultes. Le dimorphisme sexuel accentuant le phénomène, le cerf continental adulte mâle pèse le double du poids du cerf de Corse adulte mâle. Le cerf de Corse est donc bien plus léger que le cerf continental.



**Figure 16 :** Caractérisation de la longueur de la mandibule (moyenne et écart-type en cm) par catégorie d'individus (sexe et âge) et par population (Quenza en rouge, Casabianda en bleu et Ania en vert). N est la taille de l'échantillon. Les barres verticales représentent l'écart type de chaque échantillon

La longueur de la mandibule présente la même dynamique de développement différent dans les trois enclos, et un dimorphisme sexuel marqué dès le plus jeune âge (figure 16). Pour la population non adulte, comme pour le poids vif, la longueur de la mandibule est supérieure en général chez les individus de l'enclos de Casabianda par rapport à ceux de Quenza. Nous avons donc comparé, par une MANOVA sur 3 variables (le poids, la longueur totale et la longueur de la mandibule), les populations de Quenza et de Casabianda sur un échantillon



de 123 individus. Le test indique une différence significative avec un effet résultant de l'interaction enclos\*catégories d'individus (tableau II).

**Tableau II :** Résultats du test F univarié effectué sur les trois variables (poids, longueur totale, longueur mandibule) selon l'enclos et la catégorie d'âge et de sexe des individus.

	Wilks' Lambda	F	ddl	P
Effet enclos	0,653	19,330	3,109	< 0,001
Effet catégorie	0,052	38,647	15,301	< 0,001
Enclos*catégorie	0,636	3,579	15,301	< 0,001

Il est en effet évident, d'après le graphe, que si le poids ou la longueur de la mandibule sont peu différents chez l'adulte, il n'en n'est pas de même chez les jeunes. Les cerfs de Casabianda ont une croissance plus rapide que ceux de Quenza (et encore plus d'Ania). Afin de déterminer les catégories d'individus qui étaient marquées par des différences, nous avons réitéré ce test 6 fois, en appliquant la correction de Bonferroni au seuil de signification ( $\alpha_{cor}=0,05/6=0,0083$ ). Cette correction est de même appliquée aux 3 variables pour chaque catégorie d'individus ( $\alpha_{cor}=0,05/(6*3)=0,0028$ ).

**Tableau III :** Différences morphologiques entre les enclos de Quenza et de Casabianda pour trois classes d'âge et chaque sexe. Table des probabilités obtenues pour chaque variable. Les probabilités significatives sont en gras.

Sexe	Femelle			Mâle			Tous
	1 an	2 ans	Adulte	1 an	2 ans	Adulte	
Age							
Nb d'individus	10 vs 14	7 vs 12	8 vs 14	14 vs 11	17 vs 7	6 vs 3	62 vs 61
Poids	< <b>0,001</b>	<b>0,009</b>	0,042	< <b>0,001</b>	< <b>0,001</b>	0,869	<b>0,002</b>
L. totale	0,114	<b>0,009</b>	0,462	< <b>0,001</b>	< <b>0,001</b>	0,359	< <b>0,001</b>
L. mandibule	< <b>0,001</b>	0,529	0,357	< <b>0,001</b>	< <b>0,001</b>	0,271	< <b>0,001</b>
Trois variables	< <b>0,001</b>	0,030	0,023	< <b>0,001</b>	< <b>0,001</b>	0,489	< <b>0,001</b>

Globalement pour l'ensemble des trois variables (réunissant toutes les classes d'âge et de sexe) la différence est statistiquement significative entre les 2 populations. Cette différence s'avère significative pour chacun des 3 paramètres testés mais, les comparaisons au sein d'une même classe d'âge et de sexe montrent que ces différences significatives ne concernent généralement que les classes d'âge de 1 et 2 ans (hormis la longueur totale chez les femelles de 1 an et la longueur de la mandibule chez les femelles de 2 ans, tableau III). Chez les adultes les différences ne sont pas significatives pour ces 3 variables tant chez les mâles que chez les femelles. Cependant la probabilité calculée chez les femelles (notamment pour les poids) reste faible de par la forte variabilité qui existe au sein de cette catégorie (surtout à Casabianda de 53 à 74kg).

On peut supposer que les travaux d'aménagement des prairies dans les enclos effectués ces dernières années se sont avérés plus profitables à Casabianda (6 ha contre 2 ha à Quenza) en augmentant fortement la quantité de nourriture herbacée disponible ce qui a favorisé la croissance des dernières cohortes.

## II. 2. Cycle biologique du cerf de Corse

Toutes les périodes de l'année ont été couvertes par les 3 protocoles d'observations successivement mis en place de 2002 à 2005, ce qui nous a permis de relever les informations nécessaires à la caractérisation du cycle biologique du cerf de Corse dans les enclos de Quenza et de Casabianda.

### II. 2. 1. Période de reproduction

Pour l'ensemble des enclos et des périodes observées, la date la plus précoce du premier jour d'observation en continu est le 23/08 et la date la plus tardive est le 31/10 (tableau IV).

Le rut semble avoir débuté de manière plus précoce dans les 2 enclos en 2003 (figure 17) qui correspond à des conditions climatiques particulières (fortes chaleurs en 2003).

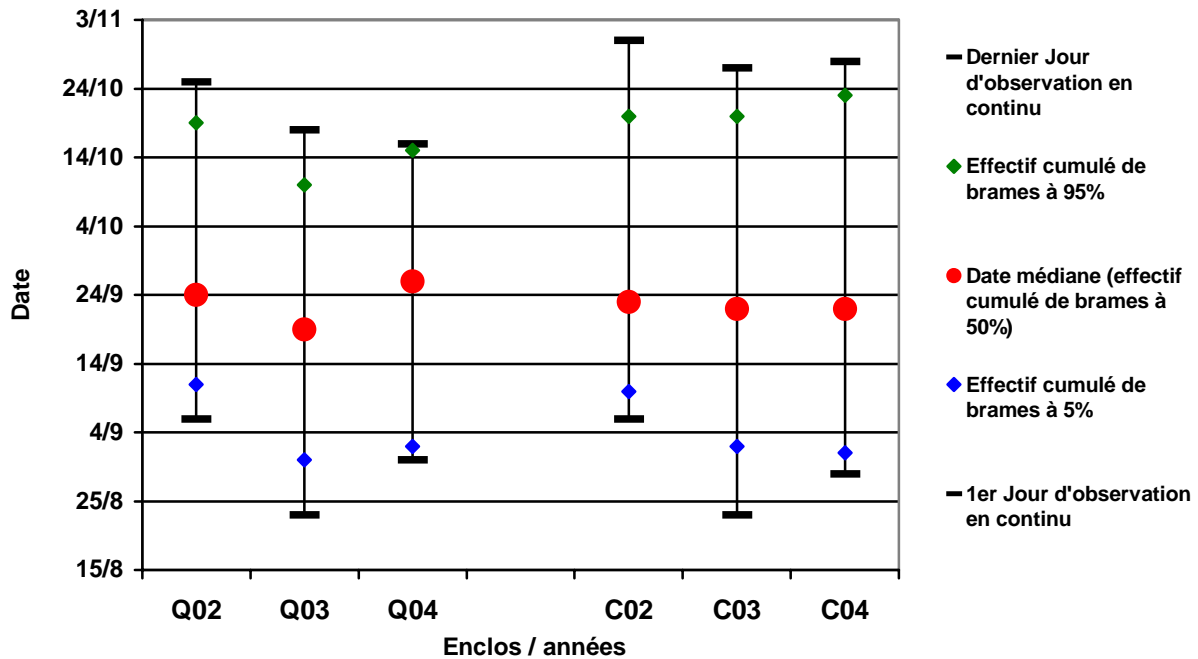
**Tableau IV :** Calendrier des journées d'observations réalisées en continu durant les périodes de rut de 2002, 2003 et 2004, dans les 2 enclos de Quenza et de Casabianda. Les dates correspondantes à 5% et 95% de l'activité de brame totale, définissent la période de rut retenue pour le reste des analyses.

Détermination de la période de brame	Année	1 <sup>er</sup> jour d'obs en continu	5% de l'effectif total de brame	Date médiane	95% de l'effectif total de brame	Dernier jour d'obs en continu	Durée du rut retenue	Nbre de jours d'obs en continu	Effectif cumulé du nombre de brames
Quenza	2002	06-09	<b>11-09</b>	24-09	<b>19-10</b>	25-10	<b>39</b>	50	<b>1183</b>
	2003	23-08	<b>31-08</b>	19-09	<b>10-10</b>	18-10	<b>41</b>	58	<b>1407</b>
	2004	31-08	<b>02-09</b>	26-09	<b>15-10</b>	16-10	<b>44</b>	49	<b>484</b>
Casabianda	2002	06-09	<b>10-09</b>	23-09	<b>20-10</b>	31-10	<b>41</b>	58	<b>1589</b>
	2003	23-08	<b>02-09</b>	22-09	<b>20-10</b>	27-10	<b>49</b>	67	<b>1530</b>
	2004	29-08	<b>01-09</b>	22-09	<b>23-10</b>	28-10	<b>53</b>	61	<b>1891</b>

La durée de la période de rut (définie à 90%) varie de 39 jours à Quenza en 2002 à 53 jours à Casabianda en 2003 et globalement la période de rut est plus importante à Casabianda qu'à Quenza ce qui pourrait s'expliquer par 2 facteurs :

- un effectif plus important et une sex ratio en faveur des femelles à Casabianda qui allonge la durée de la période durant laquelle au moins une femelle est en œstrus,
- une différence d'altitude et donc de climat, avec un refroidissement des températures apparaissant plus précocement et de manière plus importante à Quenza.

La date médiane du rut semble très peu varier à Casabianda, se situant le 22 ou 23/09 pour les trois années, tandis qu'à Quenza on observe une variation plus importante de cette date médiane, du 19/09 en 2003, au 24/09 en 2002 et 26/09 en 2004.



**Figure 17 :** Caractérisation de la période de reproduction par l'activité de brame pour les populations de Quenza (Q) et Casabianda (C) en 2002 (02), 2003 (03) et 2004 (04). Cette période correspond à 90% de l'activité de brame (effectif cumulé des brames entendus sur les observations quotidiennes continues). La date médiane correspond à 50% de l'effectif cumulé de brame émis durant cette période de jours d'observations en continu.

Sur le continent, le rut du cerf se déroule essentiellement en septembre et octobre et commence généralement plus tôt en plaine qu'en montagne (Bonnet & Klein, 1991). Un bon état corporel des biches peut également provoquer un avancement des chaleurs et ainsi faire débiter le rut dès la deuxième quinzaine du mois d'août. En Ecosse, la période de reproduction ne débute généralement que dans les premiers jours d'octobre (Bonnet & Klein, 1991; Clutton-Brock *et al.*, 1982).

La période et la durée de la reproduction chez le cerf de Corse sont donc très similaires à celles du cerf élaphe continental.

## II. 2. 2. Chute et repousse des bois

Les bois sont des productions osseuses qui tombent et repoussent chaque année (figures 18, 19 et 20). Ils sont reliés à l'os frontal par le pivot qui est à l'origine de leur croissance.

Au fur et à mesure que le cerf avance en âge, sa ramure se développe de plus en plus chaque année en taille et en nombre de cors portés. Les très jeunes mâles commencent par avoir de simples perches qui se ramifieront au fil des ans. Les mâles adultes ont les ramures les plus importantes, qu'ils perdent généralement début février, tandis que les bois des jeunes mâles de 2 à 3 ans tombent plus tard au mois de mars. Chez les animaux encore plus jeunes la chute intervient courant avril-mai.



**Figure 18 :** Bois droit d'un mâle adulte retrouvé *in natura* dans la vallée de l'Asinao



**Figure 19 :** Pivot venant de cicatriser après la chute du merrain gauche d'un vieux mâle de Casabianda



**Figure 20 :** Refait des velours de deux mâles adultes de l'enclos de Casabianda



Le refait débute dès la chute des bois, par la cicatrisation du pivot qui formera la meule (bourrelet à la base du bois) de chaque merrain de la ramure. La croissance des velours s'effectue jusqu'à une conformation définitive atteinte fin juin-début juillet (figure 21) puis une fois l'ossification terminée c'est le moment de la frayure.

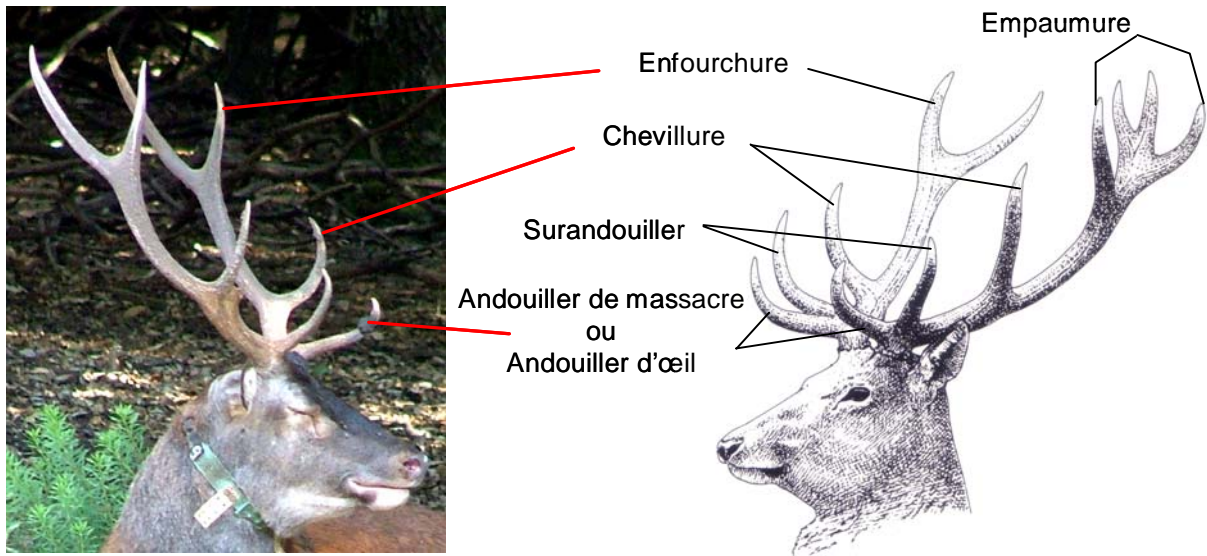
**Figure 21 :** Mâle adulte en fin de croissance des velours



Le cerf frotte alors ses bois sur les arbres pour enlever le velours qui laisse place à des bois blancs (figure 8). Ils vont ensuite se colorer sous l'effet de l'oxydation par l'air et le tannin des arbres sur lesquels les mâles les frottent (Bonnet & Klein, 1991). On a pu constater une différence de couleur des bois entre les enclos de Quenza et Casabianda, où dans ce dernier les mâles ont des bois plus bruns, tirant sur le noir.

**Figure 22 :** Deux jeunes mâles joutent à Quenza entrelaçant leurs bois blancs.

Le cycle de chute et de refait des bois s'effectue, pour chaque phase, à une période très proche de celle observée chez le cerf du continent. La ramure des cerfs de Corse observés en enclos est bien plus petite et moins fournie (nombre de cors) que celle que peuvent porter certains grands cerfs du continent. Une des caractéristiques morphologiques de la ramure du cerf de Corse, auparavant décrite par Gervais (1854), Joleaud (1913; 1925) et Vigne (1988) est la présence d'un seul andouiller basilair.



**Figure 23 :** Comparaison de la ramure d'un cerf de Corse (enclos de Quenza) à gauche et de la ramure d'un cerf élaphe continental à droite (Bonnet & Klein, 1991).

Il semblerait, d'après la position et l'orientation de ce dernier, que ce soit l'équivalent de l'andouiller de massacre (ou andouiller d'œil) du cerf élaphe continental (figure 23). Et ce serait donc le surandouiller que l'on ne retrouve pas chez le cerf de Corse.

L'alimentation influe sur le cycle de croissance et la conformation des bois et il est probable que la captivité induise une limitation du développement de la ramure. Le calcium est notamment un élément favorisant la croissance des bois, que l'on retrouve régulièrement rongés par les cerfs après leur chute, surtout dans l'enclos de Quenza. On a récemment trouvé en nature dans les environs de Quenza, un bois bien plus gros que ceux des mâles des enclos (surtout au niveau de la circonférence du merrain), qui présentait d'ailleurs une belle empaumure (caractère déjà observé sur des mâles en enclos). Nous avons pu également observer des têtes bizarres qui sont des mâles qui présentent une malformation de la ramure (figure 9).



**Figure 24 :** Mâle adulte de Quenza présentant une malformation de ses deux bois

Selon la forme que prennent les bois d'un grand mâle en enclos, il peut parfois être nécessaire d'intervenir sur un individu avant qu'il ne devienne trop dangereux pour ses congénères au moment du rut. Ce fut le cas d'un mâle adulte de l'enclos de Quenza qui présentait deux longues dagues pointues, greffées à la base de chaque merrain, dirigées vers l'avant et avec lesquelles il blessa mortellement deux autres mâles lors de combats.

### ***II. 2. 3. La mue***

Le cerf de Corse, tout comme le cerf continental, mue deux fois par an. La mue de printemps commence vers mars-avril, les poils d'été poussant à travers les poils d'hiver qui tombent par plaques, pour se terminer début juin (figure 25). Chez certaines femelles la mue est plus discrète, ne laissant pas transparaître de grandes zones de fourrure moins fournie.



**Figure 25 :** Femelle de Quenza en mue de printemps dont on perçoit la mue sur le dos et le flanc

Le pelage, durant cette période, prend un aspect « pelé » puis laisse place à un pelage plus court de couleur brun-roux (figure 26).

**Figure 26 :** Pelage d'été brun-roux d'une femelle de Casabianda accompagnée de son faon encore tacheté de blanc.

Les faons naissent avec une robe claire tachetée de blanc, mouchetures qui s'estompent et disparaissent en septembre. Quelques adultes présentaient cependant des tâches claires en pelage d'été sur le fessier.

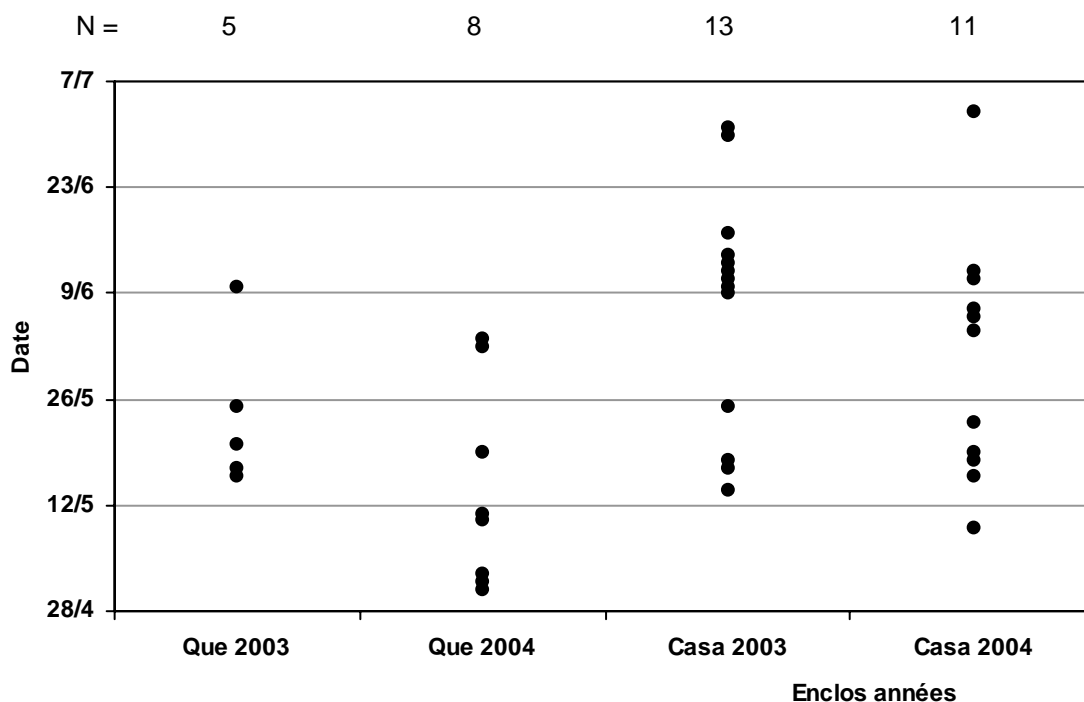


La mue d'automne débute en septembre, le pelage devenant plus fourni et s'assombrissant en une teinte gris-brune. Il semblerait que l'on puisse parfois distinguer le sexe des jeunes à 3 ou 4 mois, les femelles ayant une robe plus brune et un casque brun sur la tête plus marqué. Cette mue d'automne se termine courant octobre- novembre à peu près à la même période que chez le cerf élaphe continental. Il semblerait simplement que la mue de printemps soit légèrement plus avancée, celle du cerf continental ne débutant qu'en avril-mai (Bonnet & Klein, 1991).

### ***II. 2. 4. Période de mise bas***

Les femelles mettent bas à un seul faon, au plus une fois par an à partir de l'âge de 2 ans, aucune naissance gémellaire n'ayant été observée dans les enclos depuis l'arrivée des premiers cerfs.

L'observation la plus précoce de faons a été réalisée le 2 mai à Quenza en 2004 et le dernier « nouveau » faon aperçu l'a été le 3 juillet à Casabianda de cette même année (figure 27). La période des naissances semble être similaire à Quenza dans sa durée mais commence plus tôt en 2004 (le 02/05/04 vs le 16/05/03 soit 14 jours avant, tableau V). Cet écart pourrait s'expliquer en partie par la précocité observée du rut de 2003 (médiane du rut de 2003 le 24/9) par rapport aux deux autres années.



**Figure 27 :** Date de première observation des faons dans les enclos de Quenza et Casabianda en 2003 et 2004.

A Casabianda, on observe le même phénomène mais avec un écart beaucoup moins prononcé (5 jours), les dates médianes de rut étant similaires les 3 années. La période des naissances est par contre plus étalée à Casabianda, et ce, les 2 années, ce qui pourrait s'expliquer par un effectif de femelles plus important dans cet enclos. On a notamment en 2004 à Casabianda, un étalement des naissances 2 fois plus important qu'à Quenza en 2003 (56 jours vs 26 jours), avec un effectif de cohorte 2 fois plus important également. Un autre facteur explicatif serait la durée du rut qui est plus longue chaque année à Casabianda qu'à Quenza du fait d'un plus grand nombre de femelles.

**Tableau V :** Calendrier caractérisant la période des naissances des faons, les dates indiquées correspondant à la première observation d'un faon après sa naissance (soit environ moins d'une semaine après).

	Année	1 <sup>er</sup> faon observé	Dernier faon observé	Durée de la période en jours	Nbre de faons	Nbre de femelles matures	Ratio Faons / femelles matures
Quenza	2003	16-05	10-06	26j	5	11	45,5%
	2004	02-05	02-06	32j	8	11	72,7%
Casabianda	2003	14-05	30-06	48j	13	19	68,4%
	2004	09-05	03-07	56j	11	13	84,6%
Total					37	54	68,5%

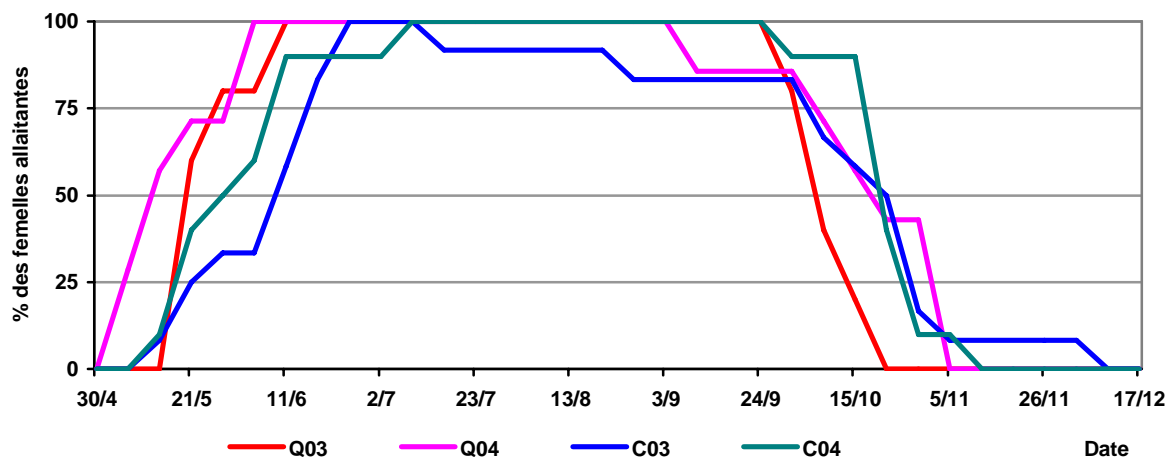
On observe également d'après le graphique qu'il n'y a pas d'étalement continu des naissances durant ces quatre années, mais plutôt des concentrations sur quelques jours d'apparition de quelques nouveaux faons, précédant une période où l'on ne constate pas de nouvelles naissances.

Si l'on considère l'ensemble des faons nés sur les deux années et dans les deux enclos, 90% des faons ont été vus pour la première fois entre le 07 mai et le 25 juin, avec pour date médiane (soit 50% des faons vus) le 28 mai. La durée moyenne calculée sur l'apparition des 4 cohortes est de 40 jours.

La période des naissances chez le cerf élaphe continental débute fin avril pour se terminer début juillet, avec un pic de naissances entre le 15 mai et le 15 juin (Bonnet & Klein, 1991). La période de rut et la période des naissances concordant chez le cerf élaphe continental et le cerf de Corse, la gestation des femelles en Corse doit durer également environ 8 mois.

### II. 2. 5. Période de lactation

On n'observe pas de différences notables entre les courbes caractérisant la période d'allaitement dans les deux enclos en 2003 et 2004 (figure 28). L'ascendance au départ de chacune des courbes traduit l'apparition des premiers faons puis suit une phase jusqu'en septembre où toutes les femelles suitées allaitent. Le décrochement plus précoce à Casabianda en 2003 peut s'expliquer par le fait qu'une ou deux femelles très farouches ne restaient présentes et observables que pendant la phase d'alimentation et pouvaient très bien aller allaiter leur faon dans le maquis.



**Figure 28 :** Caractérisation de la période d'allaitement par les femelles suitées dans les enclos de Quenza et Casabianda en 2003 et 2004.

C'est durant le mois d'octobre que l'on retrouve pour les quatre tracés, une chute de l'effectif des femelles allaitantes par rapport aux femelles suitées. C'est la période de sevrage où les femelles vont cesser de nourrir leur faon et qui correspond également à la période de rut. Certaines d'entre elles continueront cependant à allaiter jusqu'au début de l'hiver (figure 29).

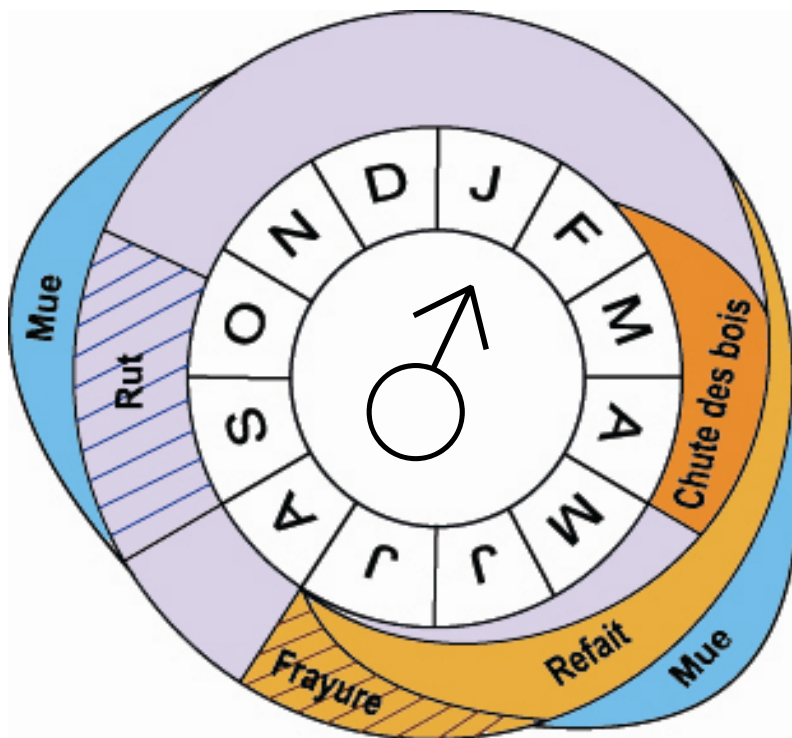




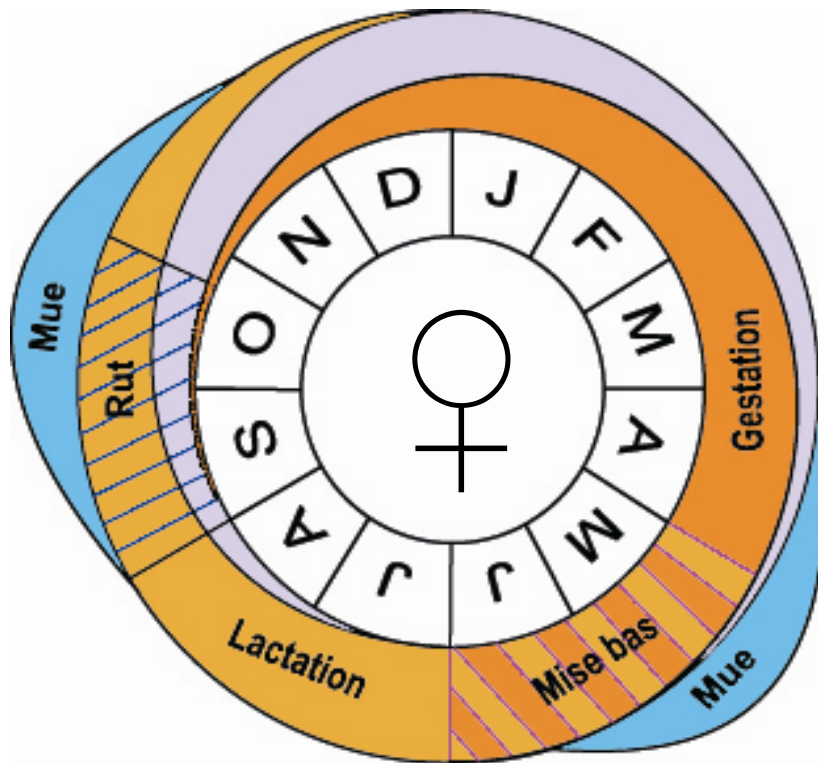
La période de fin d'allaitement pour les femelles est donc assez variable et pourrait dépendre tout comme chez le cerf élaphe continental, du fait qu'elle soit fécondée ou non à l'automne (Bonnet & Klein, 1991). Il semblerait, de par le comportement fortement agonistique qu'ont régulièrement les femelles allaitantes vis-à-vis de jeunes faons venant téter, qu'elles n'accepteraient pas d'allaiter le faon d'une autre femelle.

**Figure 29 :** Femelle de Quenza qui allaite son faon qui est presque aussi gros qu'elle

Nous avons résumé le cycle biologique du mâle et de la femelle cerf de Corse, d'après toutes les données que nous avons recueillies, sur les figures 30 et 31.



**Figure 30 :** Cycle biologique du mâle de cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*)



**Figure 31 :** Cycle biologique de la femelle de cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*)

En résumé, les mesures de poids, de longueur de mandibule et de longueur totale dénotent un dimorphisme sexuel chez le cerf de Corse, dès le plus jeune âge (8 mois). Les individus de moins de 2 ans sont légèrement plus grands à Casabianda qu'à Quenza, résultante probable des aménagements de prairies différents réalisés dans les enclos. Le cerf de Corse présente des caractéristiques morphométriques qui le distinguent fortement du cerf élaphe continental. Il est en effet bien plus petit que l'espèce commune et arbore une ramure, pour les mâles, également plus petite et moins complexe dans sa conformation.

Il présente par contre une forte homologie avec le cerf élaphe continental au niveau du cycle biologique dont les phases caractéristiques débutent et se terminent à peu près aux mêmes périodes.

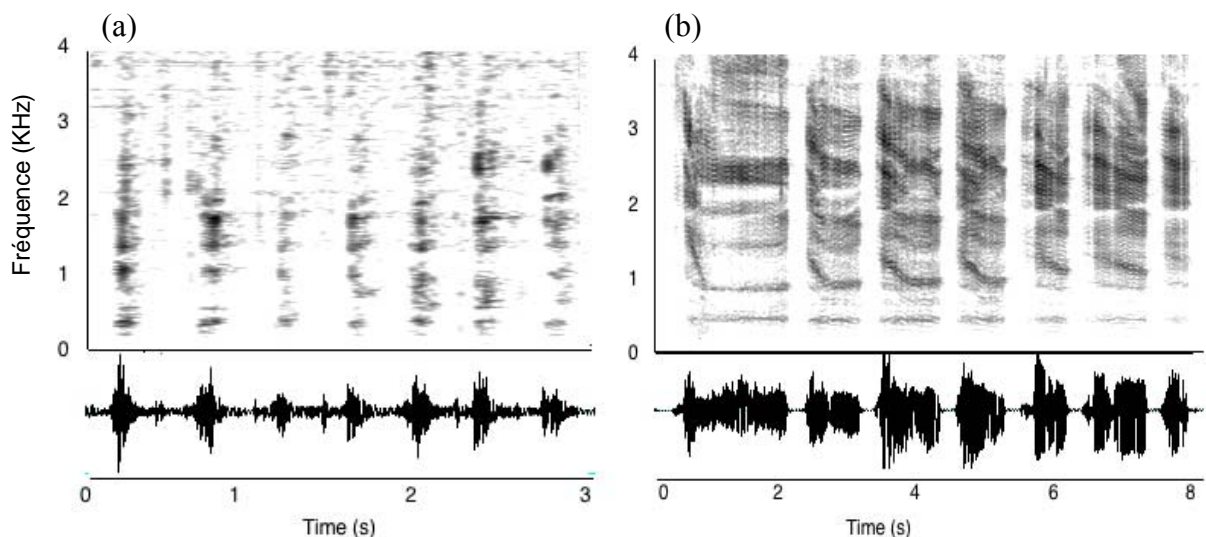
## II. 3. Caractérisation des vocalisations

### II. 3. 1. Les mâles adultes

#### II. 3. 1. 1. Types de brames et comportements de phonation

Nous avons enregistré deux types de vocalisations de cerfs de Corse mâles (figure 32a et b) :

- 12 trains d'aboiements de « charge » composés généralement d'une succession de un à plusieurs « aboiements » courts. Ce type de brame apparaît lorsqu'un mâle est avec un groupe de femelles et qu'il se met à poursuivre un autre mâle pour l'éloigner.
- 191 trains de brames communs, effectués à l'arrêt en direction d'autres mâles ou de femelles, et composés généralement d'une suite de une à plusieurs longues syllabes (497 syllabes enregistrées au total). Ce brame apparaît régulièrement lorsqu'un mâle vient d'entendre un autre mâle bramer (qui n'est pas forcément dans son champ de vision), ou généralement en présence de femelles et très souvent après des interactions sexuelles avec ces dernières.



**Figure 32 :** Spectrogrammes d'un train d'aboiements de charge (a) et d'un train de brames communs (b). Chaque train est composé de sept vocalisations, très courtes pour les aboiements et plus longues pour le brame commun.

Nous avons compté de une jusqu'à 22 syllabes pour un brame commun de cerf de Corse avec une moyenne de 2,6 syllabes par train de vocalisations.

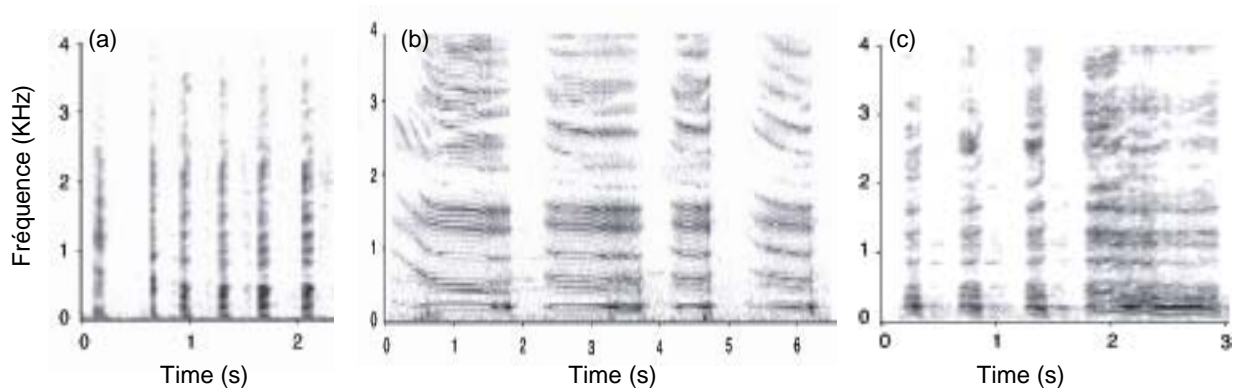
Nous avons également entendu, mais n'avons pas enregistré, l'équivalent du cri d'alarme chez le cerf continental qui est une sorte d'aboiement très court. Il a été émis par un mâle dominant à Casabianda, à la tombée de la nuit, dans une situation un peu inhabituelle où il s'était retrouvé séparé du groupe de femelles venues s'alimenter.

Les comportements de brame et les contextes d'émission des vocalisations des mâles cerfs de Corse sont très semblables à ceux du cerf élaphe, tant pour le brame de charge (Reby & McComb, 2003b) que pour le brame commun (Fitch & Reby, 2001).

Cette homologie se retrouve également dans la structure acoustique du signal sonore (figure 33a et b). Les vocalisations sont caractérisées par une modulation de la fréquence des formants correspondant à une élongation du tractus vocal due à un abaissement du larynx.

Mais nous avons cependant constaté deux différences importantes entre le cerf de Corse et le cerf élaphe :

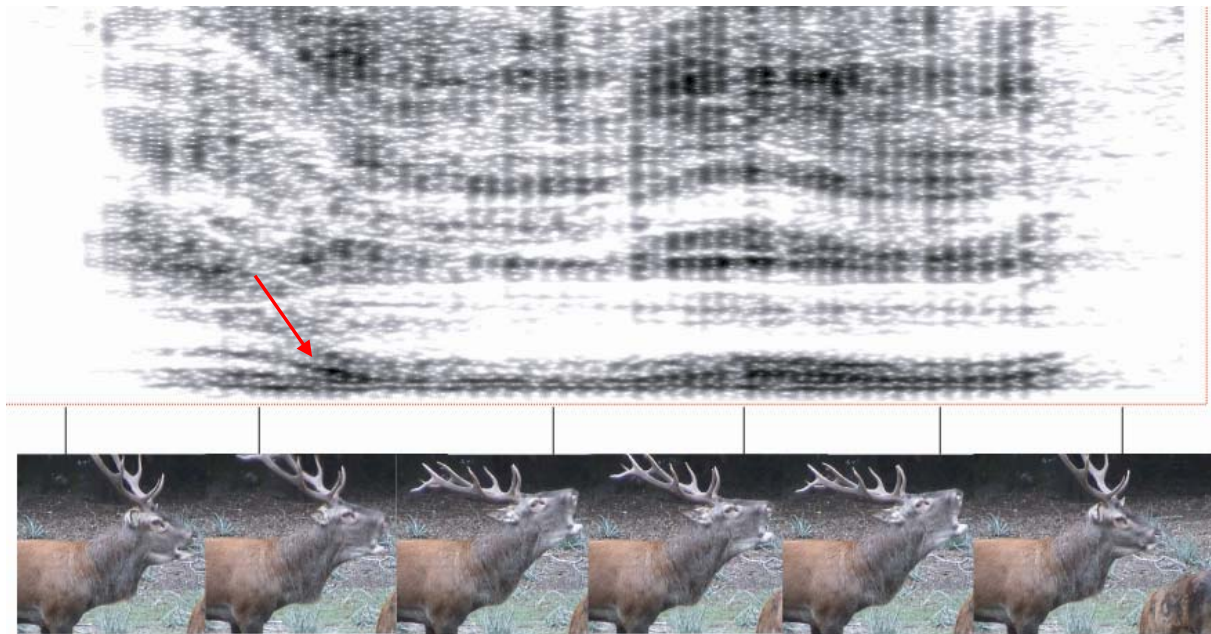
- Certains brames du cerf élaphe sont caractéristiques, du fait de leur ton dit « éraillé » appelé aussi « harsh roar » (figure 21c), dû à la présence de bruit entre les harmoniques. Ils sont généralement précédés ou suivis d'une courte série de petits cris. De telles vocalises n'ont pas été observées chez le cerf de Corse et ces brames correspondent à une posture typique où la tête est complètement inclinée, le cou extrêmement tendu et le larynx descendu à sa position la plus basse, avant que ne commence l'émission de la vocalise (Reby, 1998; Reby & McComb, 2003b). Leur structure acoustique est ainsi caractéristique, ne présentant pas de modulations des formants du fait de la position fixe du larynx au cours de la vocalisation. Certains brames de cerfs de Corse se caractérisent par l'émission d'une source très chaotique mais on ne retrouve pas d'équivalent de ce « brame éraillé » connu chez le cerf élaphe.
- Malgré toutes les homologies constatées pour le brame commun, les paramètres acoustiques sont très différents, notamment en ce qui concerne la fréquence fondamentale du signal sonore (tableau 6)



**Figure 33 :** Spectrogrammes d'un train d'aboiements de charge (a), d'un train de brames communs (b) et du « harsh roar » (brame éraillé) d'un cerf élaphe continental.

### II. 3. 1. 2. Paramètres acoustiques des brames

Lorsqu'il vocalise, le cerf de Corse tend le cou, incline sa tête en arrière et abaisse son larynx vers le bas en direction du sternum, comme le font le cerf continental, le wapiti (*Cervus canadensis*) et le daim (Fitch & Reby, 2001) (figure 34). Durant un même train de brames, il retrouve un port de tête normal entre chaque syllabe émise. La mâchoire inférieure semble être très mobile, lui permettant de former un large angle ouvert avec sa bouche, les joues très élastiques et les lèvres s'arrondissant.



**Figure 34 :** Spectrogramme d'un brame commun avec la synchronisation de la gestuelle illustrant la relation entre la fréquence des formants et la posture de l'animal (mâle QMA-05). Plus le cerf abaisse son larynx et plus la valeur des fréquences des formants est faible. La flèche rouge indique l'amorce de la diminution de la fréquence des formants qui concorde avec l'abaissement du larynx.

### √ La Fréquence fondamentale

L'analyse de 497 brames émis par 7 individus montre que la fréquence fondamentale moyenne est de  $40,1 \pm 1,2$  Hz avec un pic moyen de 52,0 Hz et une valeur minimale moyenne de 32,1 Hz (tableau VI). La fréquence fondamentale la plus basse, mesurée durant un brame est de 20,0 Hz et la plus haute est de 98,7 Hz.

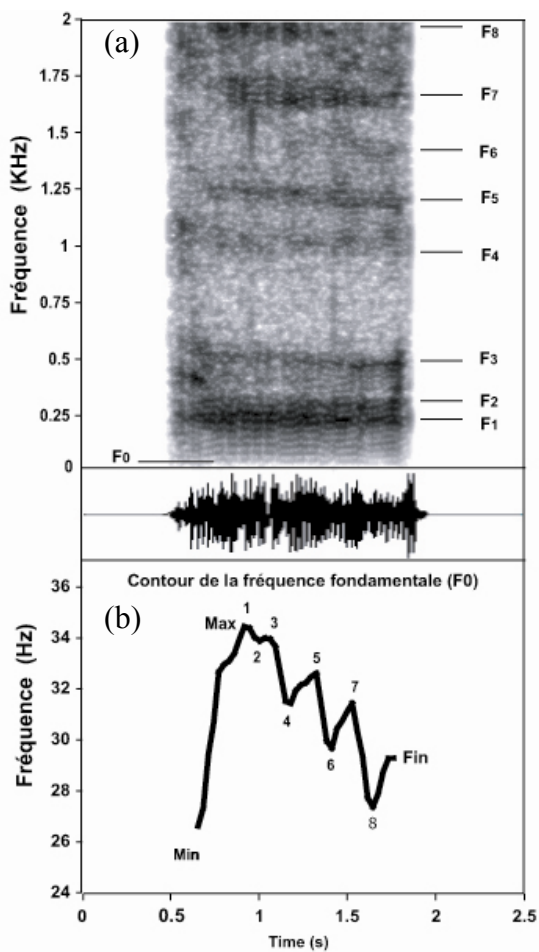
**Tableau VI :** Caractérisation des vocalisations des mâles chez le cerf de Corse, le cerf élaphe continental (*Cervus elaphus hippelaphus*), le cerf élaphe de l'île de Rhum (*Cervus elaphus scoticus*) et le daim (*Dama dama*).

Mâles	N cris	N mâles	Poids moyen (kg)	F <sub>0</sub> = Fréquence fondamentale (Hz) ± écart-type (S.D.)							Duration (s) ± S.D.	Inflexion ± S.D.	VTL moy. (cm) ± S.D.
				F <sub>0</sub> initiale	F <sub>0</sub> de fin	F <sub>0</sub> min	F <sub>0</sub> max	F <sub>0</sub> moy.	Min F <sub>0</sub> min	Max F <sub>0</sub> max			
<i>C. elaphus corsicanus</i>	497	7	90	46,4±2,7	34,9±1,3	32,1±1,1	52,0±3,1	40,1±1,2	20,0	98,7	1,8±0,1	6,0±1,0	68,6±1,3
<i>C. elaphus hippelaphus</i>		7	210					107					
<i>C. elaphus scoticus</i>		47	125			61,7	136,8	106,9	36,3	213,9		1,9	71,9
<i>Dama dama</i>	140	4	4					34,8±8,8	21,2	71,0	0,36±0,07		
	153	16	16			22,3±2,5	34,7±6,2	28,2±3,7	16	55	0,38±0,07		58,2±1,8

L'analyse de la fréquence fondamentale des brames des mâles de cerf de Corse indique des valeurs moyennes (40,1 Hz) considérablement plus basses que chez le cerf de l'île de Rhum (106,9 Hz) (Reby & McComb, 2003b) et le cerf élaphe continental (107Hz) (Reby *et al.*, 2006). Le cerf d'Ecosse et le cerf continental, qui présentent l'écart de poids moyen le plus important (125 vs 210kg), sont caractérisés par une fréquence fondamentale de leur brame qui est identique. Le format plus petit du cerf élaphe de Corse, définit sur un critère de poids, n'explique donc pas la forte distinction observée de la valeur de la fréquence fondamentale du brame. La fréquence fondamentale moyenne du brame du cerf de Corse est par contre légèrement plus élevée que celle du raire des daims dont la durée est beaucoup plus courte (0,38 s vs 1,08 s) (McElligott *et al.*, 2006; Reby *et al.*, 1998). Une différence importante réside également dans le nombre moyen d'inflexions de la fréquence fondamentale caractéristique du brame du cerf de Corse (figure 35).

### √ La fréquence des formants

Les vocalises sont caractérisées par des fréquences de formants bien définies, qui baissent dès le début de l'extension du tractus vocal par l'abaissement du larynx. Comme chez le cerf élaphe et le daim, les formants sont distribués de façon irrégulière, suggérant que le tractus vocal a la forme d'un tube acoustique simple de section constante.



Les trois premiers formants sont rassemblés dans la partie inférieure du spectre et sont séparés des trois suivants par un large intervalle de bande, qui s'élargit lorsque les formants retombent.

L'analyse détaillée de la fréquence centrale et de l'espacement de fréquence des huit premiers formants, réalisée sur 187 brames de sept individus, montre que l'espacement moyen de fréquence des formants est de 256,38 Hz, ce qui correspondrait à une longueur moyenne d'extension du tractus de 68,6 cm.

Le calcul théorique de la longueur du tractus vocal du mâle cerf de Corse indique cette longueur de 68,6cm qui est intermédiaire à celle calculée chez le daim (58,2 cm) (Vannoni & McElligott, 2007) et le cerf élaphe continental (71,9 cm).

**Figure 35 :** Caractérisation des variables acoustiques d'un extrait de brame commun émis par un cerf de Corse. (a) Spectrogramme du brame montrant la fréquence fondamentale et la position des huit premiers harmoniques (formants  $F_1$  à  $F_8$ ). (b) Tracé de la fréquence fondamentale  $F_0$  et positionnement des points d'inflexion (1 à 8).

Nous avons également observé des variations interindividuelles dans les vocalises des mâles de cerf de Corse (tableau VII), les plus fortes variations apparaissant pour la fréquence fondamentale maximale ( $50,2\text{Hz} < F_0 \text{ max} < 98,7\text{Hz}$ ), la  $F_0$  moyenne variant de 35,8 Hz à 43,5 Hz.

**Tableau VII :** Caractéristiques individuelles des vocalisations mesurées sur sept mâles des enclos de Quenza (5 individus) et de Casabianda (2 individus).

	N trains de brames	N brames	N moy. de brames par raire	$F_0$ Min	$F_0$ Max	$F_0$ moy.	N inflexions	Durée moy.	VTL <sub>max</sub> moyen (cm) ± S.D.
QMA-01	53	164	3,1	20,1	95,9	37,7	4,1	1,8	68.0±1.2
QMA-04	12	22	1,8	22,3	50,2	36,9	5,6	1,7	67.5±1.5
QMA-05	30	63	2,1	20,0	90,9	35,8	4,4	2,2	69.2±1.1
CMA-03	45	156	3,4	20,2	94,8	43,5	6,7	1,2	68.6±1.2
QMA-02	33	70	2,1	20,1	98,7	41,2	5,1	1,6	67.1±1.3
CMA-04	10	14	1,4	20,2	85,9	42,3	6,6	2,0	69.6±1.5
QMA-03	8	8	1,0	26,0	59,2	43,3	6,1	1,9	70.1±1.3

### *II. 3. 2. Les femelles adultes*

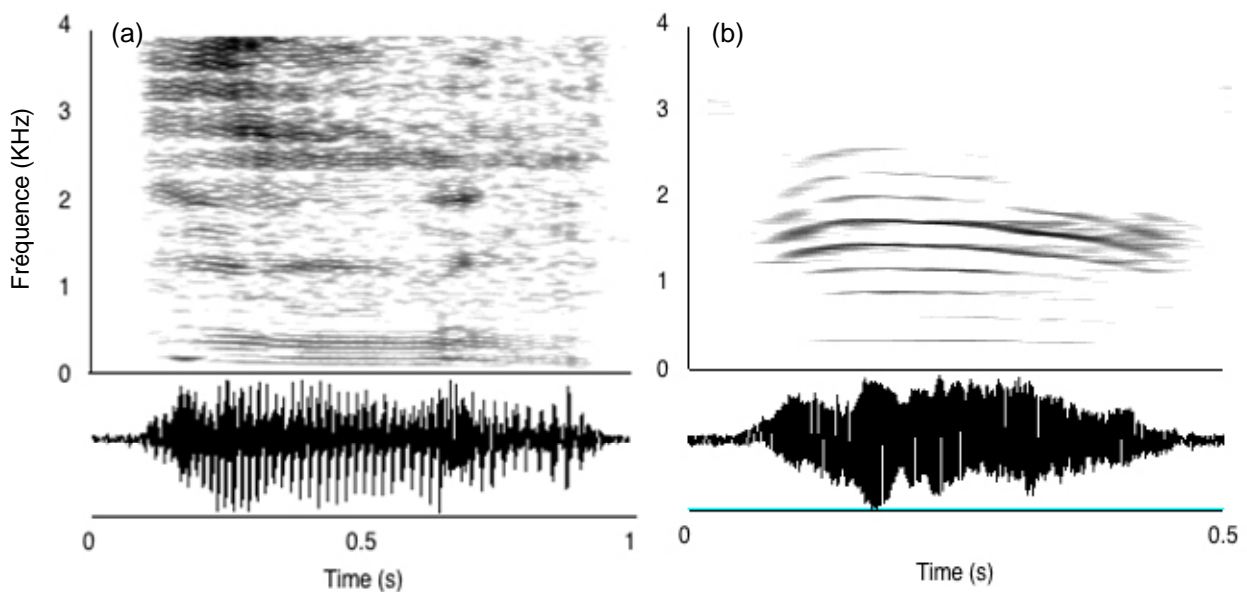
Nous avons enregistré 119 cris d'appel de 12 femelles réparties dans les deux enclos (Quenza et Casabianda) qui étaient majoritairement émis dans le même contexte. Les femelles appellent leur faon généralement en fin de séance d'observation lorsqu'elles cessent de s'alimenter aux mangeoires. La concentration de la population sur cet espace restreint, où la plupart des individus se déplacent d'une mangeoire à l'autre, fait que les femelles se retrouvent rapidement séparées de leur faon. Ils ne sont généralement pas à proximité immédiate mais réagissent très rapidement au cri de leur mère, se rapprochent d'elle parfois en vocalisant, et se mettent très souvent à téter.

Les appels des femelles sont courts, de basse fréquence et pour la plupart périodiques avec des formants bien définis (figure 36a). La fréquence fondamentale moyenne des cris de femelles est de  $91,2 \pm 1,7$  Hz et elle est inférieure à celle des vocalises de biches du continent qui est de  $108,35 \pm 15,21$  Hz (Vankova & Malek, 1997) (tableau VIII). La durée des appels de biche corse est en moyenne au moins deux fois plus longue que celle des biches du continent ( $0,67 \pm 0,03$  s vs  $0,26 \pm 0,12$  s). Chez le daim, le cri de la femelle est en moyenne plus de trois fois plus aigu ( $365 \pm 85,7$  Hz) et dure deux fois moins longtemps ( $0,35 \pm 0,08$  s). Alors que chez le cerf continental la fréquence fondamentale des vocalises est similaire chez le mâle et la femelle ( $106,9$  vs  $105,35$  Hz), elle diffère fortement entre les deux sexes chez le cerf de Corse ( $40,1$  pour le mâle et  $91,2$  Hz pour la femelle) marquant un dimorphisme sexuel.

Le tracé de la fréquence fondamentale est en forme de cloche mais asymétrique, commençant à une moyenne de  $97,6$  Hz, puis atteignant un pic d'environ  $109,7$  Hz pour lentement redescendre à une valeur moyenne de  $68,7$  Hz.

**Tableau VIII :** Caractérisation des vocalisations des femelles chez le cerf élaphe Corse, le cerf élaphe continental et le daim.

Femelles	Nbre de cris	Nbre de femelles	F <sub>0</sub> = Fréquence Fondamentale (Hz) ± Ecart Type (S.D.)					Durée en (s) ± S.D.	Inflexion ± S.D.
			F <sub>0</sub> initiale	F <sub>0</sub> de fin	F <sub>0</sub> Min	F <sub>0</sub> Max	F <sub>0</sub> moyen		
<i>C. elaphus corsicanus</i>	119	12	97.6±2.2	68.7±1.4	67.5±1.2	109.7±2.3	91.2±1.7	0.67±0.03	1.1±0.1
<i>Cervus elaphus</i>	59	8					108.35±15.21	0.27±0.14	
<i>Dama dama</i>	487	14			152.7	579.1	365±85.7	0.35 ±0.08	



**Figure 36 :** Spectrogrammes d'une vocalise de femelle (a) et de faon (b).

### II. 3. 3. Les faons

Nous avons enregistré 77 cris d'appel d'au moins 5 faons répartis dans les deux enclos (Quenza et Casabianda) qui étaient émis dans deux contextes particuliers.

- Les faons appellent leur mère lorsqu'elle s'éloigne d'eux pour s'alimenter aux mangeoires. La fréquence de ces appels est plus importante lorsque les faons sont très jeunes.
- Les faons vocalisent également en réponse aux femelles qui se mettent à vocaliser généralement lorsqu'elles cessent de s'alimenter et lorsque leur faon n'est pas à proximité immédiate.

Les cris des faons sont courts, très aigus et riches en harmoniques (figure 36b). La fréquence fondamentale est trop élevée pour que l'on puisse mesurer les valeurs des fréquences de formants et ainsi évaluer la longueur du tractus vocal. La forme de la fondamentale est également en forme de cloche et asymétrique commençant à une valeur moyenne de 658 Hz, puis atteignant un pic d'environ 710 Hz et redescendant lentement à une valeur moyenne de



506 Hz. La fréquence fondamentale moyenne 623,4 Hz calculée sur 77 vocalises est bien inférieure à celle trouvée chez les faons du cerf du continent 736,97 Hz (Vankova & Malek, 1997) (tableau IX). Mais le cri du faon évolue rapidement dès son plus jeune âge, la fréquence fondamentale de ses vocalisations diminuant au fur et à mesure qu'il grandit (Torriani *et al.*, 2006). Il faudrait par la suite établir sur une échelle de temps plus courte des comparaisons entre lots d'individus d'âge très proches.

**Tableau IX :** Caractérisation des vocalisations des faons chez le cerf élaphe Corse, le cerf élaphe continental et le daim

Faons	Nbre de cris	Nbre de Faons	F <sub>0</sub> = Fréquence Fondamentale (Hz) ± Ecart Type (S.D.)					Durée en (s) ± S.D.	Inflexion ± S.D.
			F <sub>0</sub> initiale	F <sub>0</sub> de fin	F <sub>0</sub> Min	F <sub>0</sub> Max	F <sub>0</sub> Moyen		
<i>C. elaphus corsicanus</i>	77	> 5	658.4±14.6	511.2±15.8	506.5±15.6	710.0±15.0	623.4±15.5	0.42±0.03	1.1±0.1
<i>Cervus elaphus</i>	32	7					736.97±177.7	0.26±0.12	
<i>Dama dama</i>	574	12	650±67	638±50	598±64	699±52	653±57	0.15±0.04	

En résumé, les comportements de brame du cerf de Corse et leurs contextes d'émission sont très semblables à ceux observés chez le cerf élaphe. Nous avons cependant noté l'absence d'un type de vocalisation chez le cerf de Corse, appelé « harsh roar », qui est émis régulièrement par le cerf élaphe continental durant le rut.

La caractérisation du signal sonore, tant chez les mâles que chez les femelles et les faons, dénote une forte homologie au niveau de la structure acoustique. Cependant l'analyse des paramètres acoustiques a montré une différence au niveau de la composante principale, la fréquence fondamentale  $F_0$ , qui est plus basse chez le cerf de Corse, surtout chez le mâle adulte. On dénote par ailleurs chez le cerf de Corse une différence de fréquence fondamentale qui marque le dimorphisme sexuel alors que cette fréquence est similaire pour les deux sexes chez le cerf élaphe du continent.

## ***II. 4. Caractéristiques sanitaires des populations captives***

### ***II. 4. 1. Les pathologies***

#### **La Fièvre Catarrhale Ovine (FCO)**

C'est une pathologie non contagieuse rencontrée chez tous les ruminants (touchant plus sévèrement les moutons) et transmise par les insectes Diptera Ceratopogonidae du genre *Culicoïdes*. *C. imicola* est le principal vecteur de ce virus de la famille des Réoviridés du genre *Arbovirus*, dont 24 sérotypes ont été identifiés.

Chez les ovins et certains cervidés, la maladie se caractérise par :

- un état de fébrilité (hyperthermie),
- une inflammation des muqueuses buccales, nasales et oculaires et d'une cyanose de la langue,
- des ulcères et nécroses de la peau et des muqueuses de la bouche, des lèvres et des naseaux,
- des boiteries (inflammation du bourrelet podal, pododermatite, myosite), avortements, et complications de pneumonies.

L'évolution de la maladie conduit généralement, en une dizaine de jours, à la mort de l'animal. Si l'animal guérit, la convalescence dure alors plusieurs semaines et est accompagnée d'alopécie (chute temporaire, partielle ou totale, du lainage ou pelage), de stérilité et de retard de croissance.

La FCO est présumée asymptomatique chez les bovins en général mais récemment deux cas cliniques bovins ont été confirmés dans les Ardennes en 2006 (sérotypage 8).

#### **La Paratuberculose**

C'est une entérite (inflammation de l'intestin) chronique contagieuse connue depuis 1895 qui touche les bovins, caprins et d'autres ruminants domestiques et sauvages. L'infection est due à *Mycobacterium paratuberculosis* provoquant :

- une malabsorption avec une perte en protéines et une fonte musculaire,
- une diarrhée persistante, évolutive, rebelle aux traitements habituels,
- une plus grande sensibilité aux maladies infectieuses et parasitaires.

Aucun traitement n'est possible, l'animal perd alors du poids, s'affaiblit et meurt après quelques semaines d'évolution. Le mode de contamination est transversal (bacille paratuberculeux dans l'eau, le sol et le fumier) et vertical (in utero).

#### **Arthrite Encéphalite Caprine Virale (CAEV)**

C'est une maladie infectieuse des caprins provoquée par un rétrovirus du genre *Lentivirus* (de la même famille que le virus de l'immunodéficience chez l'humain (VIH)). L'infection par le CAEV persiste tout au long de la vie de l'animal, incapable d'éliminer le virus, et s'intègre dans les cellules de son système immunitaire. Elle se caractérise par une symptomatologie polymorphe :

- une encéphalite chez les animaux de moins de 4 mois,
- chez les moins jeunes individus, une hypertrophie des articulations (arthrite), des mammites et plus rarement, une pneumonie chronique progressive provoquant un amaigrissement avant la mort.

Les matières virulentes sont le colostrum, le lait, le sang, le sperme tandis que d'autres restent suspectées telles que la salive, les expectorations, les sécrétions urogénitales des mâles et des femelles.

### ✓ *Les pathologies abortives*

#### **Chlamydie**

C'est une maladie bactérienne largement répandue pouvant affecter de nombreuses espèces animales qui est à l'origine principalement de troubles de la reproduction. Elle est due à des bactéries du genre *Chlamydophila* regroupant de nombreuses espèces et dont la transmission s'effectue par voie orale (aliments ou eau souillée par les avortons et les rétentions placentaires, urine, fèces). Il existe de nombreux animaux porteurs sains du germe qui excrètent la bactérie dans leurs fèces. Seule la gestation permet l'apparition de la maladie car l'infection ne s'établit que dans l'utérus gravide pendant les deux derniers mois. La femelle est rarement malade mais peut mourir en cas de rétention placentaire ou non expulsion du fœtus. La contamination à l'homme est possible avec des risques pour la femme enceinte.

#### **La Fièvre du Queensland ou coxiellose**

La bactérie *Coxiella burnetti*, agent responsable de la fièvre Q, peut se transmettre entre un grand nombre d'animaux vertébrés (vaches, chèvres, moutons, chiens, chats, lapins,... et peut infecter également l'homme (zoonose) et des invertébrés (tiques).

La contamination peut se faire par l'intermédiaire du lait, du placenta, de la poussière de fumier ou d'ectoparasites (tiques). Les affections chez les ruminants touchent à la reproduction provoquant des métrites (inflammation de l'utérus), des avortements en fin de gestation ou des mises-bas prématurées pouvant conduire à des placentites et une mortalité des jeunes par pneumonie.

#### **La Toxoplasmose**

C'est une maladie abortive due au parasite *Toxoplasma* qui provoque une pathologie néonatale chez les petits ruminants mais qui reste le plus souvent asymptomatique chez les autres animaux. La contamination se fait de manière naturelle par voie digestive par l'absorption d'aliments, d'eau ou de lait contaminés. De même une gestation menée à terme par la femelle conduit à la naissance d'un jeune infecté.

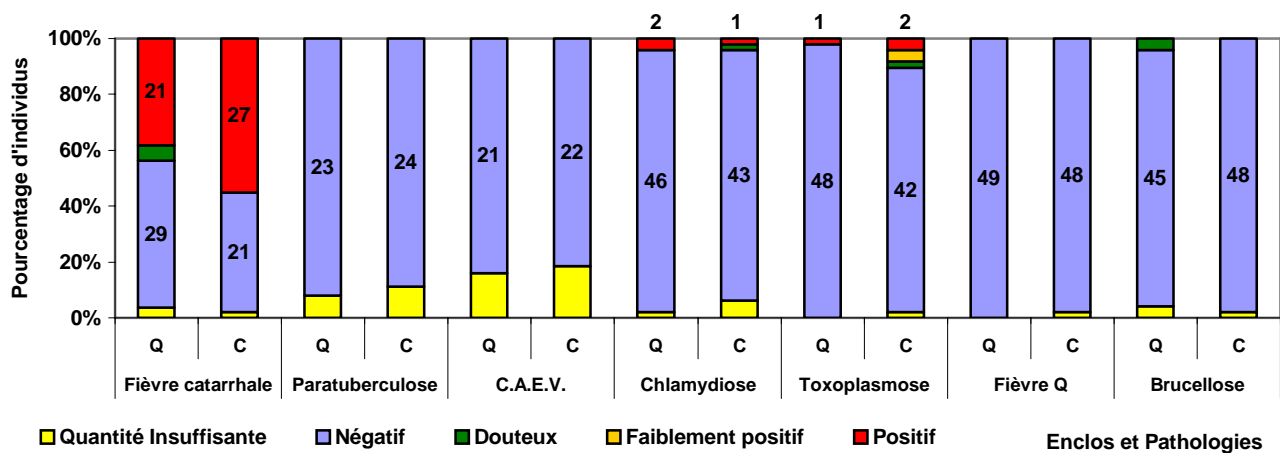
La contamination est possible pour l'homme avec quelques risques pour la femme enceinte (malformations chez le fœtus).

#### **La Brucellose**

C'est une maladie contagieuse due à une bactérie du genre *Brucella* (généralement *B. melitensis* ou *B. abortus*) qui peut provoquer un avortement à tous les stades de la gestation. La contamination se fait par voie directe (fœtus, sécrétions vaginales, voie cutanée) ou par voie indirecte (absorption d'aliments contaminés...). Les principaux symptômes causés chez les cerfs sont des arthrites et tendinites et plus rarement des avortements, des épидidymites, des métrites, et de l'infertilité.

Les risques de contamination pour l'homme avec une affection septicémique ne sont pas négligeables, causant fièvre de Malte, faiblesse, transpiration et douleurs articulaires.

Les pathologies de la gestation sont nombreuses chez les ruminants portant atteinte de manière plus ou moins importante à la reproduction, elles sont classées en France pour les petits ruminants selon une virulence décroissante : chlamydie, toxoplasmose, fièvre Q et brucellose (Tainturier, 2002).



**Figure 37 :** Résultats des tests sérologiques effectués sur des prélèvements provenant des individus des populations de Quenza (Q) et de Casabianda (C) en 2002, 2003, 2004 et 2006. Ces résultats sont exprimés en pourcentage d'individus concernés par rapport au nombre total d'individus (dans les 2 enclos) testés pour la pathologie. Les valeurs principales des effectifs concernés sont indiquées sur les barres de l'histogramme pour les sérologies négatives et positives.

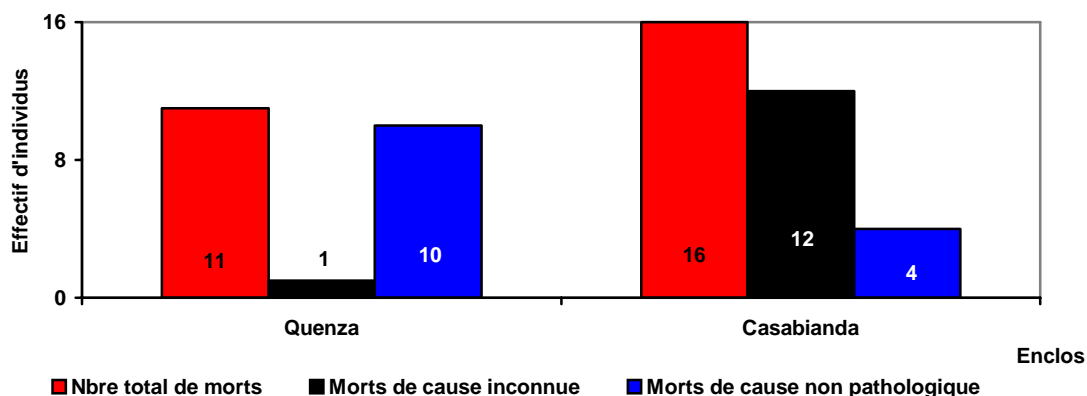
Nous n'avons décelé aucun cas avéré de brucellose, de paratuberculose, de fièvre Q ou d'encéphalite caprine virale (figure 37).

Sur les 4 années d'étude, 51 individus (21 à Quenza et 27 à Casabianda) ont été déclarés positifs en sérologie à la fièvre catarrhale (anticorps présents) mais aucune virologie ne s'est avérée positive. On peut donc raisonnablement penser que ces individus avaient été infectés mais ne l'étaient plus. Sur le nombre d'individus testés il y avait donc 38 % d'individus à Quenza et 55% d'individus à Casabianda qui étaient déclarés positifs en sérologie. Que ce soit à Quenza ou à Casabianda, les faons de la cohorte de 2005 étaient tous négatifs à cette pathologie tandis que toutes les cohortes précédentes étaient plus ou moins touchées.

En ce qui concerne la Chlamydie, 2 jeunes mâles à Quenza et une femelle adulte à Casabianda ont été contrôlés positifs ; un jeune mâle à Casabianda restant un cas douteux.

Nous avons également trouvé 3 cas de toxoplasmose, un grand mâle à Quenza et 2 femelles (une jeune et une adulte) à Casabianda qui ont été identifiées génétiquement comme mère et fille. Deux jeunes femelles, nées en 2004, sont faiblement positives à la toxoplasmose bien que leurs mères génétiquement identifiées soient négatives.

Nous n'avons pas constaté de décès inexplicables sur les individus ayant contracté la chlamydie ou la toxoplasmose, mais au moins 5 individus de Casabianda, dont les causes du décès restent inexplicables, étaient positifs à la fièvre catarrhale. Il y a plus d'individus ayant contracté la fièvre catarrhale à Casabianda (en plaine orientale) que dans l'enclos de Quenza (en montagne) et l'on constate également, mais sans pouvoir affirmer qu'il y ait un lien, que l'on a bien plus de décès dont les causes pourraient être liées à des pathologies dans cet enclos de Casabianda (figure 38).



**Figure 38 :** Caractérisation de la mortalité dans les populations de Quenza et de Casabianda entre 2002 et 2006. La moitié gauche de l’histogramme exprimée en effectif représente le nombre d’individus décédés par enclos et la cause de leur mort connue (pathologie, captures, combats, accidents) ou inconnue. La partie droite de l’histogramme représente le pourcentage d’individus décédés de façon inexplicée par rapport aux nombre total d’individus décédés par enclos.

Le pourcentage de mortalité, dont on ne connaît pas la cause est beaucoup plus important à Casabianda (12/16) qu’à Quenza (1/11). Une première explication de cet écart est la configuration différente des deux enclos ainsi qu’un comportement général de leurs populations respectives. Il est bien plus aisé de circuler dans l’enclos de Quenza (que ce soit à pied mais surtout avec un véhicule) et l’on traverse une partie de l’enclos pour nourrir les animaux. Les cerfs sont ainsi habitués, à Quenza, à voir le personnel du Parc en dehors de la place d’alimentation à l’intérieur de l’enclos et il est alors possible d’exercer une surveillance accrue de ce qu’il s’y passe.

A Casabianda, la circulation avec un véhicule est très restreinte et une grande partie de l’enclos n’est fréquentée à pied que de manière ponctuelle, les animaux se mettant à couvert dès que l’on quitte la place d’alimentation. Le recueil d’informations concernant la mortalité est donc lié à la potentialité de surveillance elle-même liée aux caractéristiques des enclos. Cependant lorsque l’on regarde les catégories d’individus concernés (tableau X) et les périodes pendant lesquelles se produisent les décès, il apparaît difficile de s’expliquer les causes de certains décès autrement que par des problèmes de pathologie.

**Tableau X :** Récapitulatif de la mortalité observée dans les deux enclos de Quenza et de Casabianda entre 2002 et 2006 par âge et par sexe. Les mortalités de cause inconnues sont notées en gras.

Période 2002-2006	Nbre total de décès	Cause inconnue	Cause identifiée		Mâles				Femelles				Faons	Taux de mortalité moyen	
			Accident	Facteur humain	Ad		Jeu		Ad		Jeu				
Quenza	11	<b>1</b>	6	3	1	4	0	1	0	1	0	1	0	3	0,053
Casabianda	16	<b>11</b>	2	3	2	2	5	1	4	0	1	1	0	0	0,080
Total	27	<b>13</b>	8	6	3	6	5	2	4	1	1	2	0	3	0,066

Les causes identifiées comme des accidents sont généralement des combats entre mâles ou des coups de sabots reçus par les faons. Les facteurs humains sont essentiellement liés aux captures ou aux décisions d'élimination d'individus.

On peut remarquer que la mortalité dans les deux enclos touche plus particulièrement les mâles et l'on sait qu'à Quenza, les combats durant le rut en sont la raison majeure. Mais à Casabianda, une grande partie des décès des mâles a eu lieu hors période de rut et l'on a également constaté également la mort de quatre femelles adultes (plutôt âgées) à des périodes diverses.

## ***II. 4. 2. Les parasites***

### ***II. 4. 2. 1. Les endoparasites***

L'analyse des prélèvements effectués lors des captures de 2002 (conservés dans de l'éthanol à 95%) n'a pas permis de caractériser la présence d'œufs ou de larves de parasites. Le protocole de conservation a ainsi été mis en doute et modifié en remplaçant l'éthanol par du formol à 10%.

Nous avons par la suite identifié des parasites dans les matières fécales des cerfs mais toujours sur un petit nombre d'échantillons et en très faible quantité. Même les méthodes d'enrichissement employées n'ont pas donné de meilleurs résultats et nous ne trouvions jamais plus de 10 éléments parasitaires par lame dans les échantillons (table des résultats, annexe 6). L'application du même protocole sur des fèces de chèvres provenant d'un troupeau en élevage extensif à Quenza, nous a cependant permis de valider la méthode employée. Nous avons effectivement identifié des éléments parasitaires, en très grand nombre sur les lames de fèces de chèvre observées au microscope (tableau 11).

Cinq autopsies ont été réalisées, un mâle (03/03) et une femelle adulte à Quenza (12/03), un mâle adulte à Ania (11/04) et un mâle sub-adulte (12/03) et une jeune femelle à Casabianda (04/04). Nous n'avons observé aucune macro-lésion sur les organes internes de ces individus ni d'éléments parasitaires dans l'appareil digestif. Seuls deux de ces cinq autopsies nous ont amenés à détecter dans les poumons la présence de nématodes adultes pour la femelle de Quenza et des œufs et larves de nématodes pulmonaires pour le mâle sub-adulte de Casabianda.

Nous avons identifié deux types d'éléments parasitaires chez les cerfs de Corse des enclos de Quenza et de Casabianda, des parasites pulmonaires et des parasites digestifs.

#### ***II. 4. 2. 1. 1. Les Parasites pulmonaires***

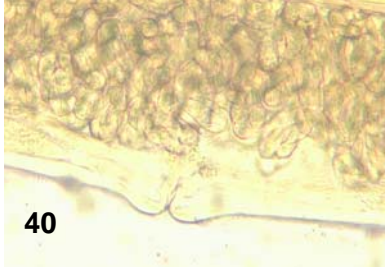
Les Nématodes parasites de l'arbre broncho-pulmonaire des cervidés appartiennent à deux superfamilles de l'ordre des Strongyloida (sous-classe des Secernentea ou Phasmidia). Il y a d'une part les vers du genre *Dictyocaulus* de la superfamille des Trichostrongyloidea et d'autre part des vers appartenant à différents genres de la superfamille des *Metastrongyloidea* regroupés le plus souvent sous le terme général de Protostrongles chez les ruminants (Anderson, 1978).

✓ *Les dictyocauls (famille des Trichostrongylidés)*

Lors de nos investigations nécroscopiques sur des poumons nous avons isolé du réseau bronchique des vers de grande taille (40 à 80 mm de long) évoquant des nématodes du genre *Dictyocaulus*. A partir de critères morphologiques (observation de l'anneau buccal après éclaircissement des exemplaires dans du lactophénol d'Aman) (figures 39 et 40) nous avons pu exclure les espèces rencontrées chez les ruminants domestiques, *Dictyocaulus viviparus* (Bloch, 1782) (parasite des bovins) et *Dictyocaulus filaria* (Rudolphi, 1809) (parasite des ovins et caprins).



**Figure 39 :** Extrémité céphalique du dictyocaulé retrouvé dans le réseau bronchique des poumons d'une femelle adulte de l'enclos de Quenza



En revanche il nous a été impossible de trancher entre *D. eckerti* et *D. capreolus*.

**Figure 40 :** Organe de ponté du dictyocaulé femelle

Aussi nous avons demandé à titre personnel un essai d'amplification de l'ITS2 (InterTranscriptase Sequence 2) de quelques exemplaires à H. Ferté et à ses collègues. L'ITS, un marqueur nucléaire variable, est une séquence non transcrite (mutations non délétères) transmise à la descendance qui permet d'identifier les dictyocauls au niveau spécifique (Divina *et al.*, 2000; 2002). Malheureusement la qualité et la conservation de notre matériel ne leur a pas permis d'extraire de l'ADN.

En France, la reconnaissance pour la première fois de *Dictyocaulus eckerti* chez le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) avec apport de nouveaux caractères morphologiques (Hugonnet *et al.*, 1980) confirmés par Durette-Desset *et al.* (1988), fait référence dans les récents inventaires faunistiques. L'appellation *Dictyocaulus eckerti* Skrjabin, 1931 est fréquente (Jansen & Borgsteede, 1990; Poglayen *et al.*, 1988), mais Gibbons & Höglund (2002), réfutent la mise en synonymie avec *Dictyocaulus noeneri* Railliet et Henry, 1907, et considèrent cette espèce comme incertaine. L'étude de l'ITS2 (Second Internal Transcribed Spacer) sur un ensemble de dictyocauls à large anneau buccal (de type *D. eckerti*) isolés de différents cervidés a par ailleurs suggéré la reconnaissance d'une nouvelle espèce commune au Chevreuil et à l'Elan (*Alces alces*) (Divina *et al.*, 2000). Des critères morphologiques ont été donnés ultérieurement pour étayer cette hypothèse ce qui a pour conséquence la reconnaissance d'une nouvelle espèce, *Dictyocaulus capreolus* (Gibbons & Höglund, 2002).

Le cycle de développement des Dictyocauls est comparable à celui de la plupart des strongles intestinaux. C'est un cycle direct (monoxène) sans intervention d'un hôte intermédiaire avec une phase libre dans le milieu extérieur. Les adultes vivent dans les troncs bronchiques où ils se nourrissent d'exsudat trachéo-bronchique et de cellules desquamées. Leur durée de vie, qui dépend à la fois de la vitalité du parasite et de la résistance de son hôte,

peut varier de quelques semaines à plus d'un an. Les femelles pondent des œufs embryonnés qui éclosent rapidement pour libérer *in situ* des larves de premier stade ou L1. A l'occasion de toux, une partie de ces larves seront expulsées (il est également fréquent de trouver des œufs dans les sécrétions nasales). Cependant, la majorité des larves seront dégluties avec le mucus et passeront dans le tube digestif. Les larves (L1) sont ainsi éliminées avec les matières fécales dans le milieu extérieur où elles subissent une maturation (sans se nourrir) de deux mues successives pour donner le stade infestant (L3). La contamination de l'hôte se fait par ingestion d'herbe souillée par les larves L3 qui se libèrent des deux exuvies, traversent la paroi intestinale et rejoignent les ganglions mésentériques. A ce niveau elles subissent une nouvelle mue et se transforment en larves dites de quatrième stade (L4), dont on ne peut distinguer les mâles des femelles. Les L4 passent dans les voies lymphatiques et sanguines, par le cœur puis l'artère pulmonaire, pour rejoindre les poumons où elles acquièrent leur maturité pour donner des adultes mâles et femelles.

### ✓ *Les Protostrongles*

Les protostrongles pulmonaires appartiennent à la famille des Protostrongylidae dont les principaux genres reconnus retrouvés chez les bovidés domestiques ou sauvages sont les genres :

- *Muellerius* Cameron, 1927,
- *Neostongylus* Gebauer, 1932
- *Cystocaulus* Schultz, Orloff et Kutass, 1933
- *Protostrongylus* Kamensky, 1905,
- *Pneumostongylus* Mönnig, 1932

et chez les cervidés :

- *Varestrongylus*, Bhalerao, 1932.

Ce sont des vers grêles, de plus petite taille que les dictyocauls (10 à 30 mm), le plus souvent enroulés sur eux-mêmes, localisés dans les très fines ramifications bronchiques (bronchioles et alvéoles pulmonaires) et difficiles à isoler en entier. Habituellement ce sont les larves qui sont mises en évidence dans les matières fécales mais les critères morphologiques sont parfois insuffisants pour la diagnose de niveau spécifique voire de niveau générique. Il est ainsi très délicat de différencier les larves de stade L1 du genre *Muellerius capillaris* de celles du genre *Varestrongylus* (larve présentant une double ondulation terminale précédée d'une épine en position dorsale tout comme *Muellerius*). C'est ce type de larve que nous avons observé (figure 41).



**Figure 41 :** Larve L1 de protostrongle retrouvé dans du jus de poumon et des fèces d'individus des populations de Quenza, de Casabianda et du relâcher de Chisà à I Pianuri

Aussi par prudence nous conservons pour ces parasites la dénomination de L1 de protostrongles même si, comme pour les dictyocauls, les espèces répertoriées chez les cervidés leur sont spécifiques (*Varestrongylus sagittatus*) (Panayotova-Pencheva, 2006).

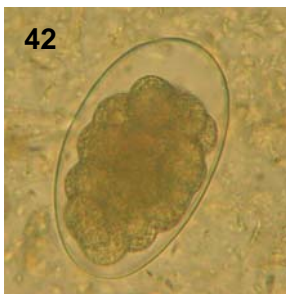


Les protostrongles font intervenir des mollusques terrestres (escargots ou limaces) comme hôtes intermédiaires pour leur développement, l'herbivore se contaminant, par l'ingestion avec l'herbe, des mollusques infestés.

#### II. 4. 2. 1. 2. Les Parasites digestifs

##### ✓ Les strongles digestifs

Le terme de strongles pour les vers parasites du tractus digestif chez les Artiodactyles désigne communément l'ensemble des nématodes appartenant aux Strongylida responsables d'affections parasitaires que sont les strongyloses digestives.



Cette appellation est utilisée en médecine vétérinaire essentiellement dans les résultats d'examens coprologiques et correspond à l'ensemble des œufs définis comme de type ankylostomidés (œuf à coque mince contenant une morula formée de plusieurs blastomères, figure 42).

**Figure 42 :** Œuf de strongle digestif



Une exception cependant pour les *Strongyloïdes* qui sont embryonnés à la ponte (figure 43).

**Figure 43 :** Œuf embryonné de strongiloïdes

A ce stade il est difficile d'en préciser l'espèce et les strongles digestifs correspondent à l'ensemble des œufs des Trichostrongyloïdea de la caillette et de l'intestin grêle (*Ostertagiinae*, *Trichostrongylinae*, *Cooperiinae*, *Haemonchinae*) ainsi qu'aux Strongylida (*Bunostomum*, *Oesophagostomum*, *Chabertia*). Les critères de diagnose des œufs de strongles digestifs sont la taille de l'œuf, le nombre et la taille des blastomères, la symétrie des pôles mais il est fortement conseillé de recourir à la coproculture pour établir un diagnostic avec certitude (arbre de diagnose en annexe 8) (Gevrey, 1971; Mezziche, 1984). Donc bien que la morphologie et la taille de certains œufs identifiés présentent des aspects intéressants il paraît délicat d'avancer une diagnose différentielle entre les genres *Haemonchus*, *Ostertagia*, *Cooperia*, *Trichostrongylus*, *Chabertia* et *Oesophagostomum* dans le cadre de cette investigation coprologique.

Malgré la forte diversité des espèces de nématodes gastro-intestinaux des ruminants il y a une relative uniformité des modes de contamination (ingestion de larves en pâture). Le cycle de développement correspond à un cycle direct ou semi-direct à un seul hôte (monoxène). Le développement de l'œuf jusqu'au stade infestant se réalise uniquement dans le milieu extérieur. L'œuf non embryonné à la ponte est libéré dans le milieu extérieur où il doit trouver les conditions favorables à son développement pour former la larve L1. Elle subit deux mues pour donner successivement le stade L2, très fugace, et le stade L3 qui représente à la fois la forme de résistance dans le milieu extérieur et surtout le stade infestant. Un hôte paraténique

comme le ver de terre peut intervenir dans le cycle au niveau de la larve L1 qui subira ses 2 mues pour parvenir au stade L3 à l'intérieur du ver pouvant être ingéré par la suite par un ruminant. Au cours de la phase exogène les principaux facteurs du développement sont d'ordre climatique (température, humidité), capables de ralentir ou d'accélérer les processus de développement jusqu'au stade infestant. Le stade L3 présente un comportement différent dont une mobilité horizontale et verticale lui permettant de s'enfouir dans le sol en période hivernale et chaque espèce présente une résistance différente pour un milieu donné. Il est généralement admis, pour l'ensemble des strongles digestifs, deux périodes plus favorables à l'infestation, le printemps et l'automne.

L'infestation des animaux se réalise alors par ingestion lors des abrouissements à l'exception des *Bunostomum* pour lesquels l'infestation se fait surtout par passage transcutané. Après ingestion, deux mues supplémentaires vont conduire à la formation des adultes mâles et femelles soit directement dans la lumière intestinale mais le plus souvent après un passage transitoire dans la muqueuse. Dans certains cas, le développement s'interrompt (phénomène d'hypobiose) pour reprendre quand les conditions deviennent favorables. Ce phénomène favorise la survie du parasite et la possibilité de recontaminer le milieu extérieur à partir de la génération d'adultes issus des larves en dormance. On définit d'une part la période prépatente (de l'infestation à l'acquisition de la maturité sexuelle) et d'autre part la période patente correspondant à l'apparition des œufs dans les matières fécales (Jacquiet, 1997)

- **Capillaria et Trichuris**

Les œufs de ces parasites appartenant aux nématodes Adenophorea de l'ordre des Trichinellida sont caractéristiques par leur forme dite en citron avec des bouchons muqueux plus ou moins saillants. La diagnose générique sur les œufs porte sur la surface de la coque (lisse chez les *Trichuris*, réticulée chez les *Capillaria*) et sur l'aspect des bouchons muqueux (peu saillants chez les *Capillaria*, fortement saillants chez les *Trichuris*) (Euzéby, 1981; Thienpont *et al.*, 1979; Thienpont *et al.*, 1986) (diagnose des helminthes annexe 7).



44

**Figure 44 :** Œuf de *Trichuris* sp. retrouvé en grande quantité dans les fèces de caprins

Si nous avons identifié de nombreux œufs de *Trichuris* (figure 44) de la famille des Trichuridés (Bussieras & Chermette, 1988) chez une chèvre, nous avons en revanche mis en évidence uniquement des œufs de *Capillaria* (figure 45) de la famille des Capillariidés (Bussieras & Chermette, 1992) sur nos prélèvements de cerf.

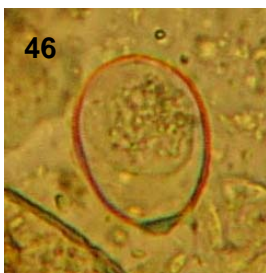


45

**Figure 45 :** Œuf de *Capillaria* retrouvé de manière sporadique et en faible quantité dans les fèces de cerfs de Corse des enclos de Quenza et Casabianda.

Le pouvoir pathogène des vers adultes est considéré comme faible chez les ruminants domestiques. Dans tous les inventaires faunistiques réalisés chez les Cervidés en Europe, la prévalence est comprise entre 1 et 10% avec un nombre de vers isolés de quelques exemplaires, rarement plus d'une centaine. Les mêmes observations qualitatives et quantitatives se retrouvent chez les ruminants domestiques (Euzeby, 1964; Kerboeuf & Godu, 1981; Raynaud *et al.*, 1974). Cette prévalence est généralement plus élevée chez le Cerf que chez le Chevreuil (Drozdz, 1966; Pav & Zajicek, 1981).

Nous avons identifié dans les fèces de chèvres des oocystes de coccidies *Eimeria* (figure 46), que nous n'avons pas retrouvés dans les matières fécales des cerfs. Ce sont des protistes Apicomplexa de la classe des Coccidia, famille des Eimériidés (Bussieras & Chermette, 1992) qui sont de petite taille (entre 10 et 30µm) et ne présentent pas de reliquat cytoplasmique.



**Figure 46 :** Spore de coccidie *Eimeria* non sporulé identifié dans les fèces de caprins

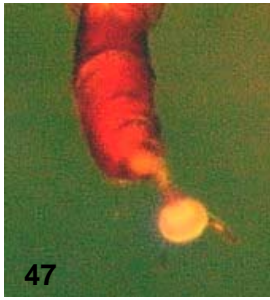
Sur la quinzaine d'espèces d'helminthes recensés chez les cervidés (inventaire faunistique de H. Ferté en annexe 9), nous n'avons trouvé que quatre types d'helminthes auquel il faut ajouter un protiste (tableau XI). En émettant une certaine réserve sur la diagnose spécifique voire générique, il semblerait toutefois au vu également des recherches pathologiques, que les conditions sanitaires de ces élevages soit plutôt satisfaisantes.

**Tableau XI :** Eléments parasitaires identifiés (coproscopies et autopsies) chez les cerfs de Corse des enclos de Quenza, Casabianda, de la population réintroduite de Chisà à I Pianuri et dans un troupeau de chèvres en élevage extensif à proximité de l'enclos de Quenza.

	Cerf de Corse			Chèvre
	Quenza	Casabianda	I Pianuri	Quenza
<i>Dictyocaulus</i>	X	X		
Larves de Protostrongles	X	X	X	
Strongles digestifs	X	X	X	X
Strongyloïdes		X		X
<i>Capillaria</i>	X	X		
<i>Trichuris</i>				X
<i>Eimeria</i>				X

#### II. 4. 2. 2. Les ectoparasites

Nous avons récolté très peu de parasites externes du fait notamment des captures hivernales, période non propice à la prolifération de ces parasites. Nous avons cependant effectué en août 2002 des prélèvements sur un individu téléanesthésié à Quenza et avons trouvé 2 types d'arthropodes de la sous classe des acariens, de la famille des Ixodidés et de la tribu des Ixodinés. Ce sont des tiques à corps dur qui présentent un bouclier dorsal (scutum) et un rostre proéminent (capitulum) inséré à l'extrémité du corps (Marchand, 1993). Ils présentent également comme caractère morphologique commun un tarse terminal doté de griffes et d'une ventouse (figure 47).



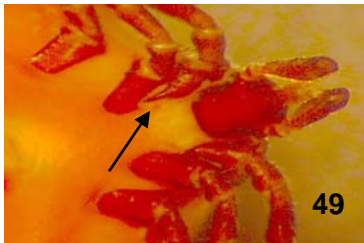
**Figure 47 :** Tarse terminal d'un Ixodiné

Le premier genre, identifié à l'aide de la clé de détermination de Perrier (1929), est *Ixodes* qui présente des impressions musculaires paires contournant l'anus en avant, un rostre plus long que large et qui ne possède pas d'yeux sur la partie antérieure de l'écusson.



**Figure 48 :** Tique *Ixodes ricinus*

Cinq femelles et une nymphe octopode que nous avons attribuées à l'espèce *I. ricinus* (figure 48) ont été prélevées. Les femelles étaient caractérisées par des hanches antérieures avec une seule épine (figure 49) des tarses effilés et une longueur d'environ 7 à 11 millimètres. La nymphe octopode présente un bord aplati et n'a pas d'orifice génital.



**Figure 49 :** Hanche antérieure avec une seule épine de l'espèce *I. ricinus*

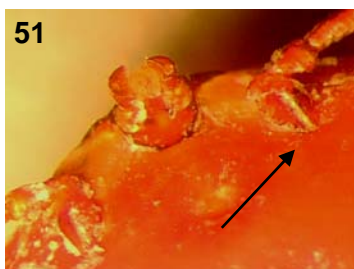
Le cycle biologique d'*I. ricinus* est triphasique et il peut accepter pour hôte près de 300 espèces de vertébrés, et être ainsi vecteur d'une grande diversité d'agents pathogènes. *Ixodes ricinus* est notamment vecteur de la maladie de Lyme (borréliose de Lyme de la bactérie *Borrelia burgdorferi*), de la piroplasmose, de la fièvre Q, de l'anaplasmosse, de la chlamydiose et de l'encéphalite à tiques (George & Chastel, 2004).



La deuxième tique identifiée (figure 50) est du genre *Hyalomma* au rostre sensiblement plus long que large et avec une paire d'yeux sur la partie antérieure de l'écusson.

**Figure 50 :** Tique *Hyalomma aegyptium*

Nous avons identifié l'espèce *H. aegyptium*. Elle présente une hanche antérieure bifide (figure 51), dont la longueur totale varie de 7 à 20 millimètres. Il n'a été trouvé qu'un seul individu femelle.



**Figure 51 :** Hanche antérieure bifide de l'espèce *H. aegyptium*

Il semblerait que les cervidés ne soient pas les hôtes habituels de *H. aegyptium* qui infesterait plus particulièrement les tortues, les lézards, la perdrix, le lièvre, le hérisson et des petits rongeurs. Güner *et al.* (2004) ont isolé des spirochètes *Borrelia turcica* dans l'intestin de nymphes et d'adultes de *H. aegyptium* prélevés sur des tortues grecques (*Testudo graeca*)

qui serait le véritable hôte de *B. turcica*. Le pouvoir pathogène de *B. turcica* ne semble pas encore bien déterminé. *H. aegyptium* a déjà été signalée en Corse dans le Taravo, l'Alta-Rocca, Luviu et à Saint Lucie de Porto-Vecchio avec pour hôte le sanglier de Corse (*Sus scrofa meridionalis*) (Foata, 2004).

Ces deux espèces de tiques hématophages sont des ectoparasites temporaires qui passent une grande partie de leur cycle dans le sol et sur la végétation, attendant le passage d'un hôte favorable sur lequel elles se fixeront. Elles peuvent ainsi rester en dormance pendant de très longues périodes sans se nourrir. La tique subie deux mues durant sa croissance pendant lesquelles elle se détache généralement de son hôte. Les œufs éclosent pour donner une larve hexapode qui cherchera un premier hôte pour se nourrir, puis elle se transformera en nymphe octopode, et parasitera un deuxième hôte. Suivra une dernière mue qui donnera la forme adulte, qui se gorgera de sang sur un troisième hôte et s'en détachera pour pondre.

En résumé, nos investigations parasitologiques sur le cerf de Corse nous ont amené à constater la présence, mais en faible quantité et sur peu d'individus, des parasites suivants :

- des nématodes du genre *Dictyocaulus* et des larves L1 de protostrongles pour les parasites pulmonaires,
- des œufs de strongles digestifs, des œufs de strongiloïdes et des œufs de *Capillaria* pour les parasites digestifs,
- des tiques *Ixodes ricinus* et *Hyalomma aegyptium* pour les ectoparasites.

Les résultats des recherches effectuées sur les prélèvements sanguins mettent surtout en évidence la présence de la fièvre catarrhale ovine (FCO), notamment dans la population de Casabianda. Cependant, l'état sanitaire des populations semble plutôt satisfaisant.

## ***II. 5. Dynamique des populations des enclos de Quenza et de Casabianda***

Dans ce chapitre nous présenterons l'évolution démographique des populations de cerfs des enclos de Quenza et de Casabianda d'après toutes les informations recueillies par les agents du PNRC depuis la création de ces deux enclos. Nous avons tenté d'appréhender cette dynamique des populations à partir des paramètres classiques de la démographie (naissance, mortalité reproduction, importation et exportation d'individus).

### ***Evolution temporelle des effectifs***

Les cervidés captifs présents dans les enclos de Quenza et de Casabianda sont tous issus d'un noyau de population de cerfs capturés dans deux enclos de Sardaigne (Is Canonieris et Sette Fratelli).

#### **√ *La population de l'enclos de Quenza***

- Elle est issue d'un premier noyau de 3 individus (1 femelle de 3 ans, 1 mâle et 1 femelle de 1 an) de l'enclos sarde d'Is Canonieris et d'un deuxième groupe de 4 de l'enclos sarde de Sette Fratelli (1 mâle de 1 an, 2 femelles de 7 et 4 ans et 1 faon mâle).
- En 1991, 11 individus (3 mâles, 5 femelles adultes et 3 faons mâles) sont capturés dans l'enclos de Quenza puis transférés vers l'enclos de Casabianda.
- En 1994, 14 individus (1 mâle, 6 femelles adultes, 4 faons mâles et 3 faons femelles) sont capturés dans l'enclos de Quenza puis transférés vers l'enclos d'Ania di Fium'Orbu.
- Le 3 février 1998, 11 individus (1 mâle, 8 femelles et 2 faons) sont capturés dans l'enclos de Quenza, puis relâchés en nature à une douzaine de kilomètres dans la vallée de l'Asinao.
- Le 26 février 1998, 8 mâles sont capturés dans l'enclos de Quenza pour être relâchés également dans la vallée de l'Asinao (3 décéderont à la suite de l'anesthésie).
- Le 18 mars 2004, 12 animaux (3 mâles adultes, 1 femelle adulte et 8 jeunes mâles) sont capturés dans l'enclos de Quenza puis relâchés à Saint Pierre de Venaco.

#### **√ *La population de l'enclos de Casabianda***

- Elle est issue de 17 individus (6 mâles et 5 femelles en 1991 provenant de l'enclos de Quenza ; 1 mâle et 5 femelles en 1994 de l'enclos sarde de Sette Fratelli).
- Le 24 février 1999, 24 animaux (6 mâles, 12 femelles, 2 daguets, 2 bichettes et 2 faons) sont capturés dans l'enclos de Casabianda puis relâchés en nature sur la commune de Chisà.
- Le 15 mars 2004, 15 animaux (2 daguets, 4 femelles, 4 bichettes et 5 faons) sont capturés dans l'enclos de Casabianda puis relâchés à Saint Pierre de Venaco.

Les tableaux XII et XIII présentent l'évolution numérique des populations année après année par classe d'âge et de sexe entre 1985 et 2006 pour Quenza et entre 1991 et 2006 pour Casabianda.

Les effectifs ont atteint leur maximum dans chacun des enclos en cette année 2006, 51 individus pour l'enclos de Quenza (soit une densité de 4,7 ind/ha) et 55 individus pour Casabianda (soit 2,9 ind/ha).

**Tableau XII :** Evolution des effectifs de la population de l'enclos de Quenza entre 1985 et 2006.

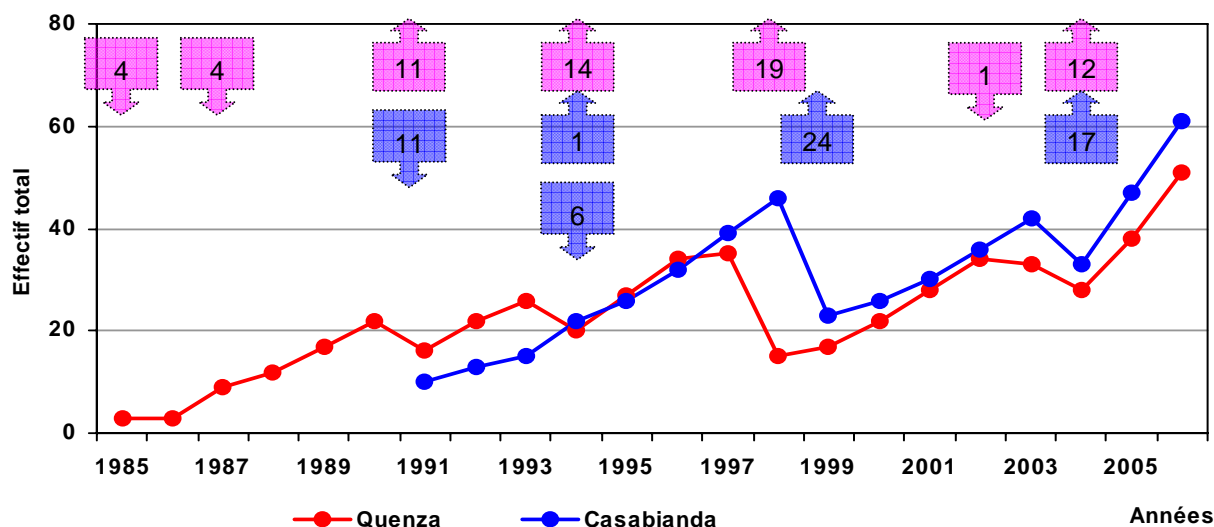
Quenza	Année	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	00	01	02	03	04	05	06
<b>Effectif au 31/12</b>																							
Mâles adultes		1	1	2	4	5	7	6	6	7	10	13	17	18	8	9	9	13	16	16	8	12	18
Femelles adultes		2	2	4	5	7	9	7	9	12	7	7	10	13	7	7	8	9	11	12	13	15	20
Mâles jeunes		0	0	2	1	3	3	0	3	4	3	4	3	1	0	0	4	4	4	3	5	6	0
Femelles jeunes		0	0	1	2	2	3	3	4	3	0	3	4	3	0	1	1	2	3	2	2	5	0
Jeunes non sexés		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13
<b>Effectif total</b>		3	3	9	12	17	22	16	22	26	20	27	34	35	15	17	22	28	34	33	28	38	51
<b>Naissances</b>																							
Mâles		0	0	1	1	3	3	3	3	4	7	4	3	1	0	1	4	4	4	3	5	6	0
Femelles		0	0	1	2	2	3	3	4	3	4	3	4	3	0	1	2	2	3	2	3	5	0
Non sexés		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	14
<b>Totale naissances</b>		0	0	2	3	5	6	6	7	7	11	7	7	4	0	2	6	6	8	5	8	11	14
<b>Mortalité</b>																							
Mâles adultes		1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	2	1	0	0	0	1	4	0	1	0
Femelles adultes		0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0
Mâles jeunes		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Femelles jeunes		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Jeunes non sexés		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<b>Nombre de morts</b>		1	0	0	0	0	1	1	1	3	3	0	0	3	1	1	1	0	2	6	1	1	1
<b>Exportation</b>																							
Mâles adultes		0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0	10	0	0	0	0	0	11	0	0
Femelles adultes		0	0	0	0	0	0	5	0	0	6	0	0	0	9	0	0	0	0	0	1	0	0
Mâles jeunes		0	0	0	0	0	0	3	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Femelles jeunes		0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Nombre d'exportés</b>		0	0	0	0	0	0	11	0	0	14	0	0	0	19	0	0	0	0	0	12	0	0
<b>Importation</b>																							
Mâles adultes		2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Femelles adultes		2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mâles jeunes		0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Femelles jeunes		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Nombre d'importé</b>		4	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<b>Indices démographiques</b>																							
Taux d'accroissement			1,00	3,00	1,33	1,42	1,29	0,73	1,38	1,18	0,77	1,35	1,26	1,03	0,43	1,13	1,29	1,27	1,21	0,97	0,85	1,36	1,34
Taux d'exportation			---	---	---	---	---	0,41	---	---	0,41	---	---	---	0,56	---	---	---	---	---	0,30	---	---
Taux d'importation			---	0,80	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0,06	---	---	---	---	---	---	---
Taux de mortalité		0,25	0	0	0	0,04	0,06	0,04	0,10	0,13	0	0	0,08	0,06	0,06	0,04	0	0,06	0,15	0,03	0,03	0,02	
Ratio jeunes/adultes		0	0	0,50	0,33	0,42	0,38	0,23	0,47	0,37	0,18	0,35	0,26	0,13	0	0,06	0,29	0,27	0,26	0,18	0,33	0,41	0,34
Ratio adulte fem/mal		2	2	2	1,25	1,40	1,29	1,17	1,50	1,71	0,70	0,54	0,59	0,72	0,88	0,78	0,89	0,69	0,69	0,75	1,63	1,25	1,11
Sex ratio à la naissance				1	2	0,67	1	1	1,33	0,75	0,57	0,75	1,33	3		1	0,50	0,50	0,75	0,67	0,60	0,83	
Naissance/femelle mature			0	1	0,75	1	0,86	0,67	1	0,78	0,92	1	1	0,40	0	0,29	0,86	0,75	0,89	0,45	0,73	0,85	0,93

**Tableau XIII :** Evolution des effectifs de la population de l'enclos de Casabianda entre 1991 et 2006.

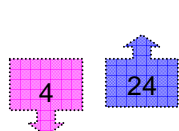
Casabianda	Année	91	92	93	94	95	96	97	98	99	00	01	02	03	04	05	06
<b>Effectif au 31/12</b>																	
Mâles adultes		2	5	7	10	10	12	14	17	12	10	11	9	10	5	10	12
Femelles adultes		5	5	4	9	11	13	17	21	11	10	12	19	21	17	22	31
Mâles jeunes		3	2	3	1	3	2	4	5	0	4	0	3	4	5	5	0
Femelles jeunes		0	1	1	2	2	5	4	3	0	2	7	5	7	6	10	0
Jeunes non sexés		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18
<b>Effectif total</b>		10	13	15	22	26	32	39	46	23	26	30	36	42	33	47	61
<b>Naissances</b>																	
Mâles		0	2	3	1	3	3	6	5	2	4	1	3	5	5	5	0
Femelles		0	1	1	2	2	5	4	5	3	4	8	5	7	6	10	0
Non sexés		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	18
<b>Totale naissances</b>		0	3	4	3	5	8	10	10	5	8	9	8	13	11	15	18
<b>Mortalité</b>																	
Mâles adultes		1	0	0	0	1	1	0	1	2	2	3	2	2	2	0	3
Femelles adultes		0	0	2	1	0	0	1	0	1	1	0	0	3	1	1	1
Mâles jeunes		0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0
Femelles jeunes		0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	1	0	0	0	0	0
Jeunes non sexés		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<b>Nombre de morts</b>		1	0	2	1	1	2	3	3	4	5	5	2	7	3	1	4
<b>Exportation</b>																	
Mâles adultes		0	0	0	1	0	0	0	0	8	0	0	0	0	7	0	0
Femelles adultes		0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	10	0	0
Mâles jeunes		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Femelles jeunes		0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<b>Nombre d'exportés</b>		0	0	0	1	0	0	0	0	24	0	0	0	0	17	0	0
<b>Importation</b>																	
Mâles adultes		3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Femelles adultes		5	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mâles jeunes		3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Femelles jeunes		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Nombre d'importé</b>		11	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Indices démographiques</b>																	
Taux d'accroissement			1,30	1,15	1,47	1,18	1,23	1,22	1,18	0,50	1,13	1,15	1,20	1,17	0,79	1,42	1,30
Taux d'exportation			---	---	0,04	---	---	---	---	0,51	---	---	---	---	0,34	---	---
Taux d'importation			---	---	0,38	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
Taux de mortalité		0,09	---	0,12	0,04	0,04	0,06	0,07	0,06	0,15	0,16	0,14	0,05	0,14	0,08	0,02	0,06
Ratio jeunes/adultes		0,43	0,30	0,36	0,16	0,24	0,28	0,26	0,21	---	0,30	0,30	0,29	0,35	0,50	0,47	0,42
Ratio adulte fem/mal		2,50	1	0,57	0,90	1,10	1,08	1,21	1,24	0,92	1	1,09	2,11	2,10	3,40	2,20	2,58
Sex ratio à la naissance			0,50	0,33	2	0,67	1,67	0,67	1	1,50	1	8	1,67	1,40	1,20	2	
Naissance/femelle mature			0,60	0,80	0,75	0,56	0,73	0,77	0,59	0,56	0,73	0,90	0,67	0,68	0,85	0,88	0,82



## √ Effectif des populations



**Figure 52 :** Evolution de l'effectif total des populations des enclos de Quenza et de Casabianda entre 1985 et 2006.



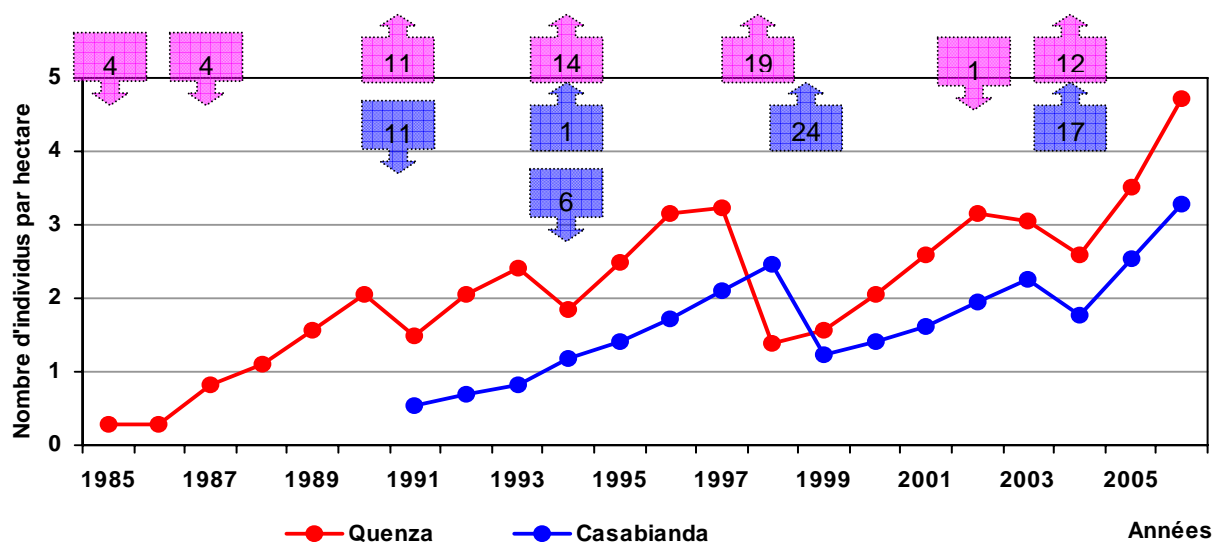
Ces flèches sont indicatrices des entrées et sorties d'animaux dans les enclos. La flèche rose concerne la courbe rouge de la population de Quenza et la flèche bleue la courbe bleue de la population de Casabianda. Lorsqu'elle est tournée vers le bas, le chiffre dans la flèche précise le nombre d'individus introduits dans l'enclos et à l'inverse le nombre d'animaux sortis de l'enclos lorsque la flèche est vers le haut.

Les effectifs des deux enclos connaissent un accroissement progressif des effectifs et des effondrements ponctuels correspondant à des retraits d'individus (translocations et relâchers, figure 52). Il n'y a pas d'accident démographique majeur lié à une forte mortalité.

La population de Quenza issue de huit animaux est composée en 2006 de 51 individus auxquels on peut ajouter les 56 prélevés pour les translocations et les relâchers. A Casabianda le noyau fondateur était de 11 individus en 1991, renforcé par six individus en 1994. La population en 2006 atteint 61 animaux auxquels on peut ajouter les 42 prélevés pour les relâchers et translocations.

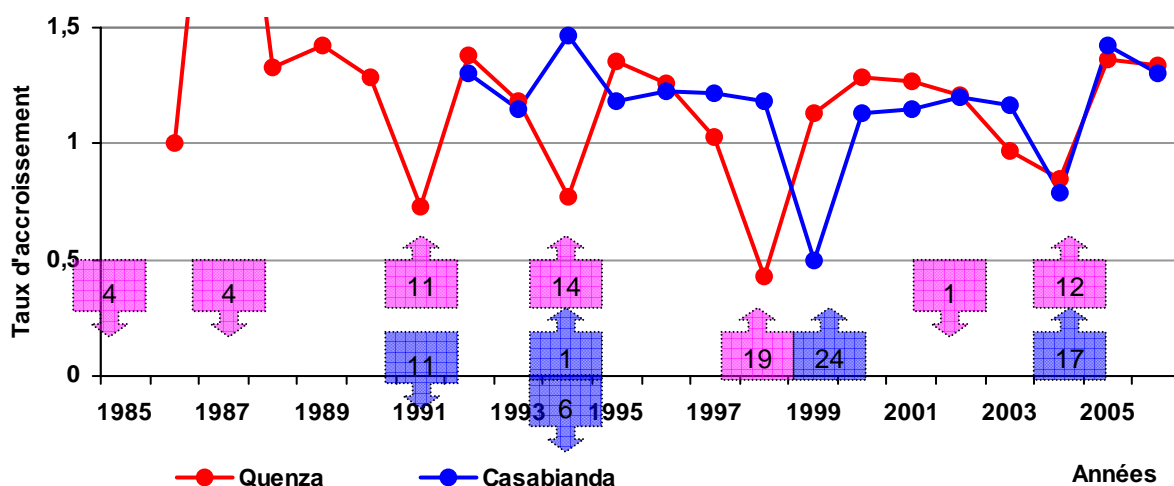
## √ Densité des populations

La dynamique des courbes de densité (figure 53) est semblable à celle des effectifs (figure 52) mais les différences de superficie entre les deux enclos montrent un écart important de densité. De manière générale la densité est plus faible à Casabianda qu'à Quenza excepté en 1998 (année du relâcher de 19 animaux dans l'Asinao provenant de Quenza). Dans les premières années de fonctionnement de l'enclos de Casabianda le nombre d'animaux à l'hectare jusqu'à trois fois plus élevé à Quenza qu'à Casabianda (1993). Et durant les huit dernières années la densité à Quenza est une fois et demi plus importante qu'à Casabianda.



**Figure 53 :** Evolution de la densité totale des individus des populations des enclos de Quenza (10,8 ha) et Casabianda (18,6 ha) entre 1985 et 2006.

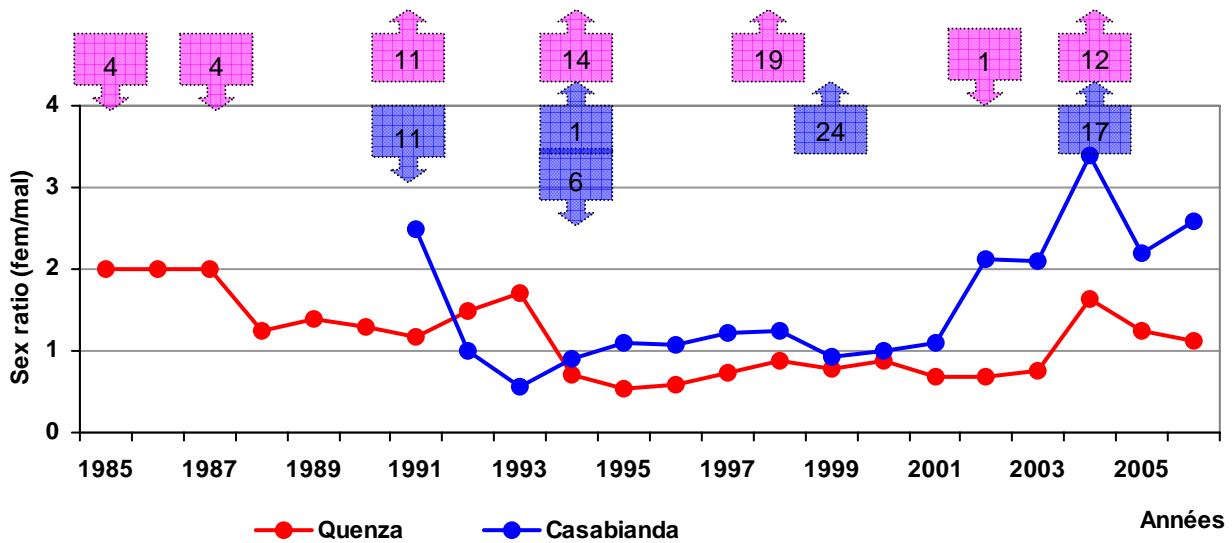
√ *Taux d'accroissement*



**Figure 54 :** Evolution du taux d'accroissement des populations des enclos de Quenza et de Casabianda entre 1985 et 2006.

Le taux d'accroissement connaît de fortes variations entre les années pour les deux enclos. Hormis la valeur remarquable de 3 en 1987 dans l'enclos de Quenza, qui correspond à l'apport de 4 individus de Sardaigne, afin de renforcer le petit noyau fondateur (3 animaux), le taux d'accroissement pour les deux enclos varie entre 0,43 et 1,47 (figure 54). Il est globalement supérieur à 1 excepté les années de prélèvements d'individus pour les translocations et relâchers (en 1991, 1994, 1998 et 2004 à Quenza et 1999 et 2004 à Casabianda). 1997 est une année un peu particulière à Quenza où le nombre d'individus morts est supérieur à celui des naissances de l'année

## √ Sex-ratio des adultes



**Figure 55 :** Evolution de la sex-ratio des individus de plus d'un an des populations de Quenza et de Casabianda entre 1985 et 2006 (rapport du nombre total de femelles de plus d'un an sur le nombre total de mâles de plus d'un an pour chaque enclos).

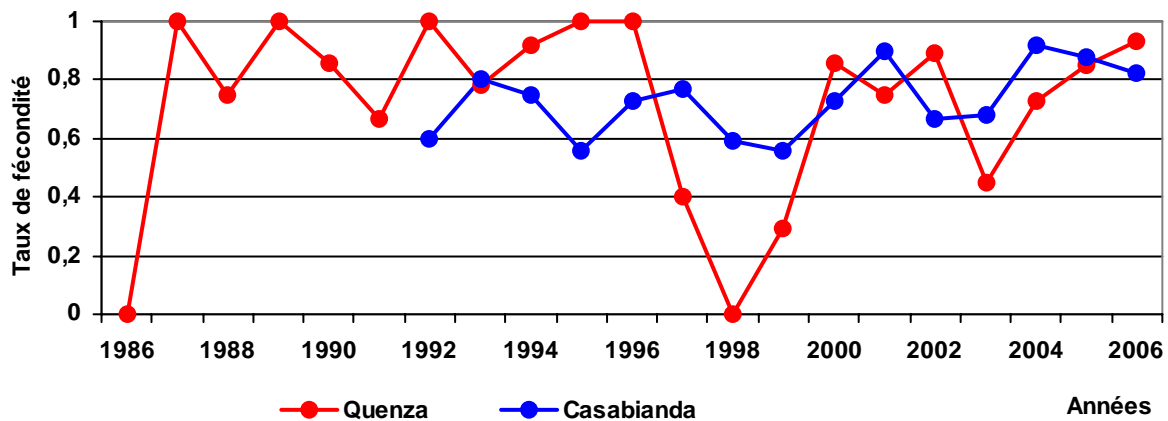
Dans les deux enclos on observe de fortes variations de la sex-ratio adulte (figure 55).

A Quenza, la sex ratio varie entre les deux valeurs extrêmes de 0,54 (1995) et 2 (1985-86-87). A partir d'un effectif introduit comptant deux femelles pour un mâle, la population a compté légèrement plus de mâles que de femelles entre 1994 et 2003. Comme le montre la figure, les années de forte variation de la sex-ratio adulte correspondent majoritairement aux opérations de prélèvements d'animaux : translocation d'un groupe de 14 individus (6 mâles et 9 femelles) à la création de l'enclos d'Ania di Fium'Orbu en 1994 et relâcher de 12 individus (11 mâles et une femelle) à Saint Pierre de Venaco en 2004.

En 2003, le choix du groupe d'individus devant être relâchés en 2004 était d'ailleurs basé sur une volonté de forte modification de la sex-ratio. La forte variation observée en 1988 est un artéfact due essentiellement au faible effectif présent dans les premières années de la création de l'enclos.

A Casabianda, la sex ratio varie entre les valeurs extrêmes de 0,57 (en 1993) et 3,40 (en 2004). A la création de l'enclos la sex-ratio du noyau d'individus introduit était largement en faveur de femelles (2,5) puis elle a chuté en 2 ans en faveur des mâles (0,57) à cause d'une mortalité plus importante chez les femelles et une sex-ratio à la naissance en faveur des mâles. Entre 1995 et 2001, la population a compté légèrement plus de femelles que de mâles (sauf en 1999 année du relâcher) mais depuis 2002 les femelles de plus d'1 an sont au moins 2 fois plus nombreuses que les mâles. Cette augmentation est due au fait que depuis 2001, la sex-ratio à la naissance est toujours en faveur des femelles (sex-ratio moyen de 2,83 sur les 5 dernières années) et que la mortalité est plus élevée chez les mâles (10 vs 6).

## √ Taux de fécondité



**Figure 56 :** Evolution du taux de fécondité des femelles matures des enclos de Quenza et de Casabianda entre 1986 et 2006 (rapport du nombre de femelles qui mettent bas sur le nombre total de femelles matures de l'enclos).

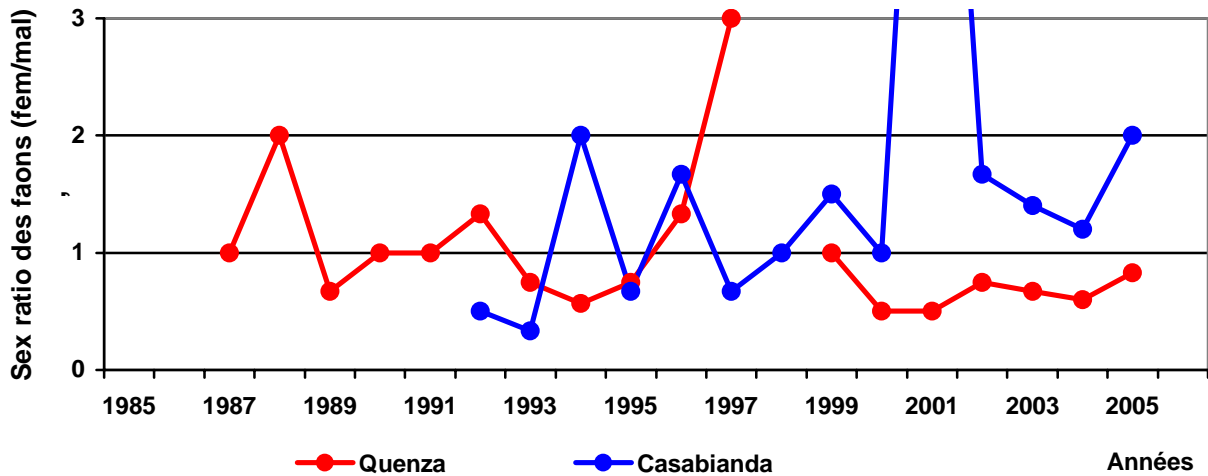
Globalement, le taux de fécondité (figure 56) reste supérieur à 0,5 pour les 2 enclos mis à part 2 périodes pour la population de Quenza (1997-1999 et 2003) où ce taux descend en dessous de 0,5 pour atteindre même la valeur zéro (1998 une année sans naissance). En règle générale, pour chacun des enclos, le taux de fécondité oscille entre 0,56 et 1 de façon difficilement explicable au vu des éléments dont nous disposons sinon par la faiblesse des effectifs de femelles matures certaines années.

Pour la totalité de la période 1986-2006, le taux de fécondité s'établit à 0,720 à Quenza pour une production de 124 faons et à 0,725 à Casabianda pour une production de 131 faons. Les deux populations ne présentent donc pas d'écart important et ont une bonne valeur moyenne du taux de fécondité, l'évolution de celui de Quenza restant cependant un peu plus chaotique.

Le modèle linéaire généralisé révèle des différences significatives de taux de fécondité en fonction de l'interaction année et enclos et il est donc délicat de déterminer la participation de chaque facteur (test du rapport de vraisemblance :  $\chi^2=29,422$  ; ddl=14 ;  $P=0,0092$ ). Cependant, si l'on teste les enclos séparément on obtient par ce même modèle linéaire un effet significatif de l'année à Quenza ( $\chi^2=47,696$  ; ddl=14 ;  $P<0,0001$ ) mais pas à Casabianda ( $\chi^2=11,939$  ; ddl=14 ;  $P<0,60$ ). C'est l'évolution plus chaotique à Quenza de ce taux de fécondité, avec des valeurs extrêmes comme zéro en 1998 et un en 1995 et 1996, qui rend significatif l'effet de l'année par rapport à Casabianda où ce taux évolue entre les valeurs 0,56 et 0,90.

## √ Sex ratio à la naissance

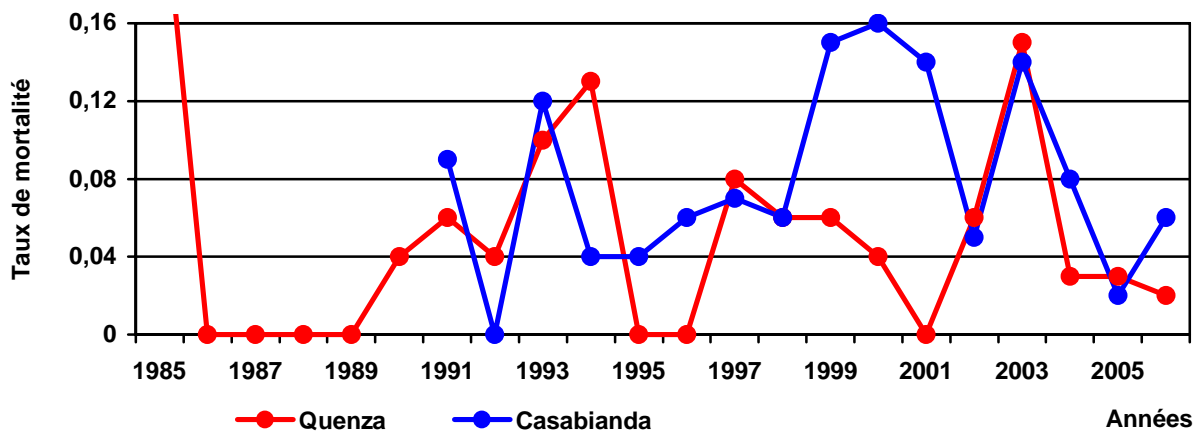
Pour la sex-ratio des faons, deux années se distinguent des autres : 1997 à Quenza où l'on a trois femelles pour un mâle, et 2001 à Casabianda où l'on a huit femelles pour un mâle (figure 57). En dehors de ces deux années particulières, l'interprétation des variations de la sex-ratio année après année (de 0,33 à 2) est difficile en raison des faibles effectifs des cohortes.



**Figure 57 :** Evolution de la sex ratio à la naissance dans les populations de Quenza et de Casabianda entre 1985 et 2006 (rapport du nombre de faons femelles sur le nombre de faons mâles de la même cohorte).

Cependant si l'on examine globalement la sex-ratio à la naissance pour la totalité de la période 1985-2005, on obtient à Quenza une sex-ratio de 0,82 pour un effectif de 109 faons et à Casabianda une sex ratio de 1,31 pour un effectif de 111 faons. Cet écart important de 0,5 entre ces deux dernières sex-ratio sont difficilement explicables avec les éléments dont nous disposons. On peut simplement conclure que la population de Casabianda a produit proportionnellement plus de femelles qu'à Quenza et inversement pour les mâles.

### √ Taux de mortalité



**Figure 58 :** Evolution du taux de mortalité des cerfs des enclos de Quenza et Casabianda entre 1985 et 2006.

Excepté le taux de mortalité de 0,25 en 1985 pour Quenza où un des 4 individus introduits dans l'enclos est mort quelques jours plus tard, la mortalité n'excède pas la valeur de 0,16 dans chacun des 2 enclos (figure 58). L'évolution du taux de mortalité dans les 2 enclos est chaotique et ne peut être reliée notamment à la densité des populations.

Le test du modèle linéaire généralisé appliqué à l'évolution du taux de mortalité pour les 2 populations, ne dénote pas de différences significatives en fonction de l'année et de l'enclos. L'interaction entre l'année et l'enclos n'est pas significative ( $\chi^2=15,261$  ; ddl=15 ; P=0,4328) et il en est de même pour chaque facteur pris séparément ( $\chi^2=20,547$  ; ddl=15 ; P=0,15195 et pour l'enclos :  $\chi^2=2,717$  ; ddl=1 ; P=0,09927).

En résumé, le développement des populations des enclos de Quenza et de Casabianda s'est fait progressivement sans accident démographique majeur. Malgré des caractéristiques de densité et de sex ratio propres à chaque enclos, nous n'avons pas constaté de répercussions différentielles sur le taux de mortalité de chaque population. Le taux de fécondité à Quenza a évolué de manière plus chaotique qu'à Casabianda mais il est sensiblement le même (0,72) sur l'ensemble de la période de croissance des populations.



***4. Structuration et***  
***fonctionnement social des***  
***populations en enclos***





Dans ce chapitre, après avoir décrit les matériels et protocoles utilisés, nous traiterons successivement :

- les structures de populations chaque année (2003 et 2004) dans chaque enclos (Quenza et Casabianda),
- le flux d'interactions agonistiques entre les individus considérés en termes d'émetteurs et receveurs d'actes,
- la structure hiérarchique générée,
- le comportement reproducteur par l'étude de l'activité de brame et des comportements sexuels,
- l'organisation sociale résultante en termes d'associations préférentielles d'individus et de ségrégation,
- le comportement alimentaire à la place de nourrissage

Nous nous attacherons à effectuer des comparaisons entre années et entre enclos, ainsi qu'entre périodes (rut et hors rut) lorsque ce sera nécessaire.

## ***I. Matériel et Méthodes***

### ***I. 1. Protocole d'observation et structures de population***

L'étude de la structuration et du fonctionnement social des populations captives a porté sur les enclos de Quenza et de Casabianda du fait de l'impossibilité d'observer dans de bonnes conditions les animaux à Ania. En effet afin de caractériser le fonctionnement des populations, il nous fallait pouvoir observer régulièrement un maximum d'individus pendant un temps donné. L'observabilité dans les enclos est en général très limitée surtout à Casabianda et Ania (milieux très fermés et animaux plus farouches). Le seul moment de la journée où l'on disposait des conditions nécessaires d'observations était lors de la distribution de céréales qui sont un apport alimentaire non négligeable pour ces populations.

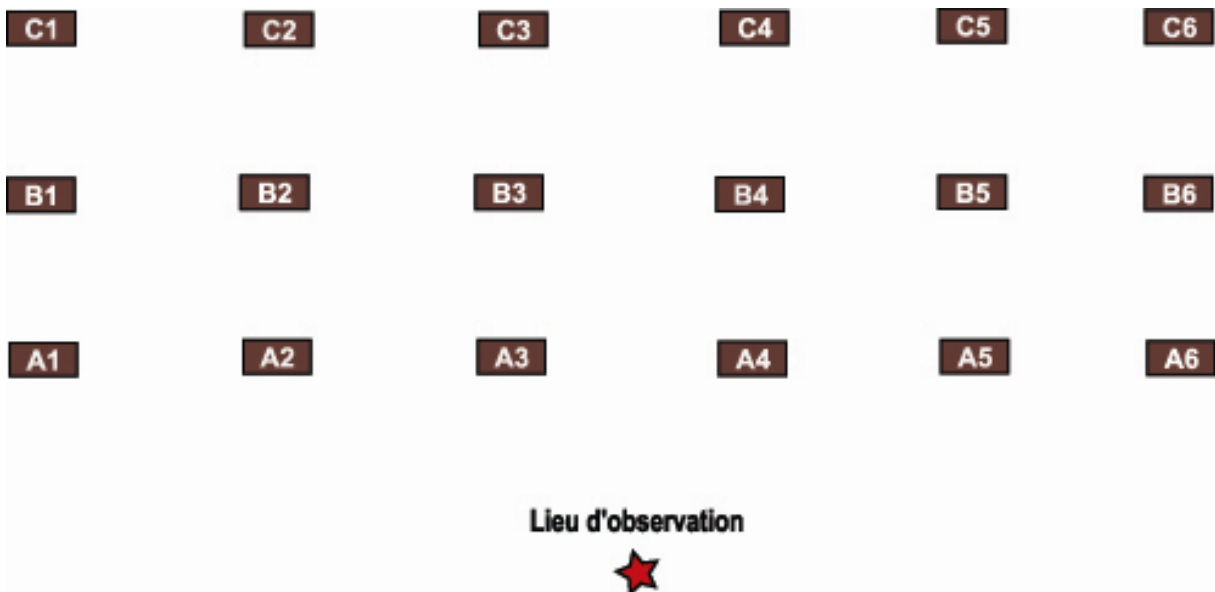
Dès l'arrivée des premiers animaux dans les enclos, le personnel des enclos d'élevage était chargé de prodiguer un apport alimentaire artificiel appétant afin de pouvoir surveiller régulièrement le développement de la population et l'état sanitaire des animaux. Cette alimentation supplémentaire était déposée dans une zone découverte pour attirer les animaux afin de les observer. Cet apport est ensuite devenu indispensable au fur et à mesure de l'accroissement des populations dans chaque enclos qui engendrait par surpâturage une réduction de la disponibilité alimentaire en végétation naturelle. Malgré les aménagements réalisés (gyrobroyage, semis de prairies clôturées) pour permettre une meilleure régénération du milieu, la présence constante de cervidés en forte densité dans ces espaces clos a conduit rapidement à une surexploitation de la végétation.

### *I. 1. 1. Place de nourrissage et dispositif d'observations des animaux*

Depuis plusieurs années, les populations captives sont quotidiennement nourries avec un mélange de blé, d'orge et de maïs distribué à même le sol en plusieurs points distincts, espacés les uns des autres. Le personnel de l'enclos commence tout d'abord par signaler sa présence en appelant les animaux, puis attend qu'un maximum d'individus soit présent aux alentours, pour effectuer la distribution de nourriture. Reprenant le même système d'alimentation pour notre étude afin de ne pas générer d'importants changements des comportements, nous l'avons cependant standardisé pour les besoins du protocole d'observation.

Nous avons donc disposé dans chacun des deux enclos 18 mangeoires en bois d'environ 100x30 cm posées à même le sol (figure 59). La répartition des mangeoires se faisait sur 3 rangées parallèles (A, B et C) composées de 6 mangeoires chacune (numérotées de 1 à 6 de la gauche vers la droite). La distance entre 2 mangeoires les plus proches était d'environ 6 à 7 mètres. La distribution de la nourriture s'effectuait toujours de la même façon en trois fois en remplissant successivement tout d'abord les 6 auges de gauche (A1, B1, C1, C2, B2 et A2) puis celles du centre (A3, B3, C3, C4, B4 et A4) et enfin les 6 auges de droite (A5, B5, C5, C6, B6 et A6). Nous faisons en sorte de distribuer à chaque fois à peu près la même quantité de nourriture avec pour mesureur un seau de 20 litres (1 seau pour 6 mangeoires).

Une fois les 18 mangeoires remplies nous revenions au lieu d'observation pour commencer le recueil des données. Nous avons réalisé nos observations à partir d'un véhicule (à l'intérieur ou sur le toit) ou sur une chaise en bois surélevée, permettant ainsi d'avoir une bonne observabilité de l'ensemble des animaux et de la zone d'alimentation. Afin de modifier au minimum le comportement des animaux, nous les avons habitués pendant plusieurs semaines à cette configuration d'observation. C'est à l'aide d'un chronomètre et d'un enregistreur cassette que nous avons recueilli toutes les données.



**Figure 59 :** Dispositif de distribution des mangeoires et d'observation utilisé dans les 2 enclos afin de recueillir les données comportementales. Le schéma n'est pas à l'échelle et l'espace entre 2 mangeoires (100x30cm) est d'environ 6 mètres.

### ***I. 1. 2. Protocole d'observation***

Toutes les observations recueillies l'ont été selon deux méthodes d'échantillonnage (Altmann, 1974), choisies selon les objectifs visés.

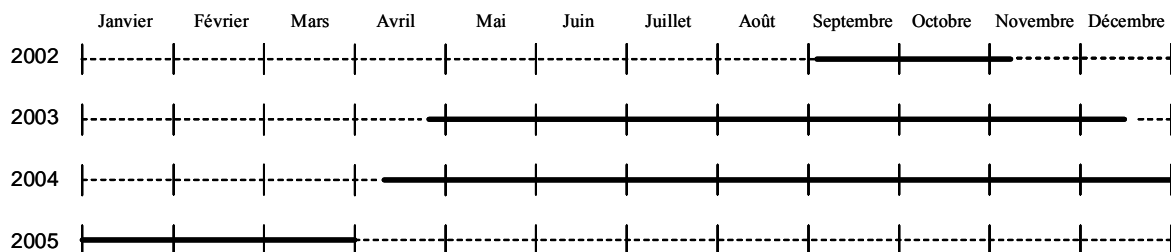
#### ***All-occurrence sampling***

Cette méthode est utilisée lorsque l'on s'intéresse à la fréquence d'apparition et à la durée de certains comportements. Apparition et durée des items comportementaux définis étaient notées pendant une période-échantillon donnée de 30 minutes. Chaque information recueillie était affectée d'une valeur temporelle caractérisant son moment d'apparition. Nous avons ainsi relevé le temps de présence de chaque individu et toutes les interactions visibles entre les animaux. Le temps de présence était évalué en secondes par le moment d'entrée et de sortie du système d'alimentation pour chaque individu. Son temps de présence à proximité du système et son absence (animal non visible dans le maquis ou non présent sur le site) étaient également enregistrées. Toutes les interactions visibles entre individus étaient notées comme « acte bref » et caractérisées par l'identité de l'émetteur, l'acte émis, l'identité du récepteur et la réponse du récepteur (annexe 10). Le recueil de données par all-occurrence sampling était hebdomadaire hors période de rut et quotidien durant la période de reproduction.

#### ***Scan sampling***

Cette technique consiste à relever l'activité et la position de tous les individus présents de la population en un temps restreint afin d'approcher une sorte de photographie à un instant donné de cette population. Ce scan était réalisé par balayage de gauche à droite toutes les deux minutes sur une durée d'observation de 30 minutes, soit 15 scans pour chaque observation. Lors de ces balayages étaient relevées la localisation, la taille et la composition de chaque groupe aux mangeoires ainsi que l'identité et l'activité de chaque individu (annexe 11). Les faons de l'année n'étant pas marqués, nous relevions tout de même l'activité de chaque faon pour un scan sans pour cela pouvoir faire un suivi individuel. Le recueil de données par scan sampling était hebdomadaire et hors période de rut.

Trois périodes d'observations se sont succédées dans les deux enclos de Quenza et de Casabianda durant 2 années et demi : du 04 septembre au 08 novembre 2002, du 22 avril au 14 décembre 2003 et du 10 avril 2004 au 31 mars 2005 (figure 60).



**Figure 60 :** Périodes d'observations comportementales (traits continus gras), dans les enclos de Quenza et de Casabianda au cours des années 2002, 2003, 2004 et 2005.

### √ *Enclos de Quenza*

L'observation des animaux et le nourrissage se faisait sur une zone dégagée non loin de l'entrée de l'enclos, quelque peu visible du chemin de halage bordant une partie de ce dernier. Toutes les observations étaient réalisées en matinée entre 7h00 et 11h00 car les animaux sont habitués depuis très longtemps à être nourris le matin. Nous avons ainsi réalisé dans cet enclos dans l'ordre du calendrier :

- 52 séances d'observation par all-occurrence sampling du 04/09 au 08/11 2002,
- 16 séances d'observation par scan sampling du 23/04 au 12/08 2003,
- 92 séances d'observation par all-occurrence sampling du 26/04 au 14/12 2003,
- 36 séances d'observation par scan sampling du 10/04 au 18/08 2004 et du 27/11/04 au 28/03/05,
- 92 séances d'observation par all-occurrence sampling du 11/04/04 au 31/03/05.

Nous avons effectué au total 52 séances d'observations par scan sampling (soit 780 scans) et 236 séances d'observation par all-occurrence sampling (soit 118 heures d'observations).

### √ *Enclos de Casabianda*

L'observation et le nourrissage se faisait sur une zone giroyée non loin de l'entrée de l'enclos mais non visible de la bordure des clôtures. Toutes les observations étaient réalisées en fin d'après-midi entre 15h00 et 20h00 car les animaux sont habitués depuis très longtemps à être nourris en fin d'après-midi. Nous avons ainsi réalisé dans cet enclos dans l'ordre du calendrier :

- 59 séances d'observation par all-occurrence sampling du 06/09 au 08/11 2002,
- 16 séances d'observation par scan sampling du 22/04 au 13/08 2003,
- 96 séances d'observation par all-occurrence sampling du 26/04 au 13/12 2003,
- 36 séances d'observation par scan sampling du 10/04 au 17/08 2004 et du 28/11/04 au 29/03/05,
- 100 séances d'observation par all-occurrence sampling du 17/04/04 au 26/03/05.

Dans cet enclos de Casabianda nous avons effectué au total 52 séances d'observations par scan sampling (soit 780 scans) et 255 séances d'observation par all-occurrence sampling (soit 127,5 heures d'observations).

L'heure différente de nourrissage dans les deux enclos peut représenter un biais pour la comparaison des données recueillies dans chacun des enclos mais nous avons estimé que l'attractivité de la période de nourrissage pour les animaux, était bien supérieure à l'effet non contrôlé du moment de la journée.

Les comportements ont été traités en termes de fréquences et de durée à l'aide du logiciel « The Observer 5.0.31 », logiciel professionnel pour la collecte, la gestion, l'analyse et la présentation des données (Noldus *et al.*, 2000). Il nous a permis, selon différentes configurations, de disposer en termes d'effectif et/ou de durée de tous les comportements qui ont été observés (annexes 10 et 11). Nous nous sommes essentiellement intéressés dans ce travail aux comportements agonistiques et reproducteurs, mais nous avons cependant relevé la majeure partie des comportements observés. Ils constituent ainsi une grande partie du

répertoire comportemental du cerf de Corse (annexe 12) qui est par comparaison très semblable à celui du cerf élaphe continental (Bonnet & Klein, 1991; Cap, 2006; Clutton-Brock et al., 1982; Recuerda & Arias De Reyna, 1980).

Le cycle biologique connu chez le cerf élaphe et chez de nombreux ongulés, distingue une période principale se caractérisant par de grands changements dans la structure sociale des populations et dans les comportements interactifs générés. Il s'agit de la période de reproduction ou période de rut que nous opposerons à une période hors rut pour étudier la majeure partie des données que nous présenterons par la suite. Ainsi nous reprendrons les dates de rut définies au chapitre 3.II.2.1 pour effectuer les analyses des données concernant cette période de reproduction. La deuxième phase hors rut a été définie afin d'être commune aux 2 enclos et aux 2 années et se déroule donc du départ des campagnes d'observations début avril jusqu'au commencement du rut, pour reprendre à la fin du rut et se terminer fin décembre. Les informations recueillies de début janvier 2005 à fin mars 2005 ne seront pas présentées dans le chapitre qui suit du fait que l'on ne disposait pas de leur équivalent à cette période en 2004 (campagne de capture).

### ***1. 1. 3. Structure de population***

Les structures de population n'avaient pas été modifiées par des opérations de capture et de relâcher d'animaux en nature depuis 1998 pour l'enclos de Quenza (relâcher dans la vallée de l'Asinao) et 1999 pour l'enclos de Casabianda (relâcher à Chisà). Nous avons commencé nos observations en 2002 avec deux structures de populations très différentes dans les deux enclos avec notamment une sex ratio, en faveur des femelles, plus importante à Casabianda (chapitre 3.II.5).

Dans la continuité du programme de conservation du cerf de Corse et pour les besoins de gestion des enclos, il était prévu d'effectuer un relâcher en mars 2004, les densités de populations à Quenza et à Casabianda, devenant très fortes. Dans l'optique de déterminer l'influence de la structure et de la densité sur le fonctionnement social d'une population, nous avons ainsi profité de cet événement pour laisser dans chaque enclos une population de structure comparable pour réaliser une deuxième campagne d'observations. Nous présenterons ainsi dans le détail la composition de chaque population pour chaque période d'observation.

### ***1. 2. Comportements interactifs***

Pour la suite de notre travail, les animaux de chaque population ont été classés en catégories d'âge et de sexe et nommés individuellement. Les catégories que nous avons distinguées sont les suivantes :

*MA = les grands mâles adultes âgés de plus de cinq ans*

*MS = les mâles sub-adultes âgés entre deux et cinq ans*

*MI = les jeunes mâles ou daguets de un an*

*FA = les femelles adultes âgées de plus de deux ans*

*F1 = les bichettes de un an*

*Fo = les faons de l'année*

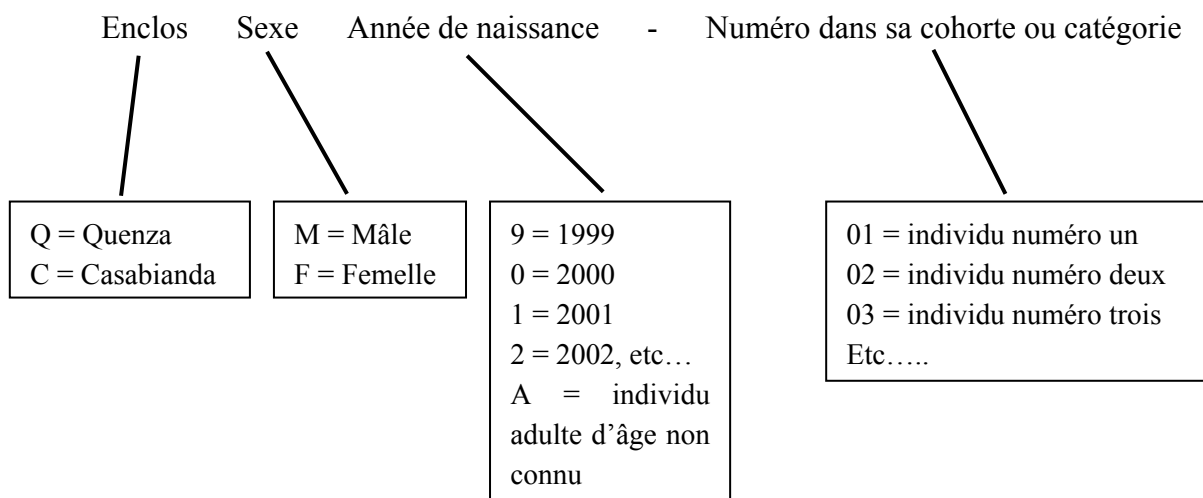
La distinction entre les MA et les MS est justifiée par les différences de corpulence mais surtout la conformation de la ramure qui n'est pas encore à son apogée chez les MS.

Les M1 sont une catégorie à part du fait du contexte social qui change pour eux au cours de leur deuxième année, au cours de laquelle ils passent de la compagnie des femelles à celle des mâles (chapitre 4.II.5).

Les femelles adultes FA désignent toutes les femelles qui peuvent mettre bas l'année en cours tandis que les F1 sont pour la première fois matures sexuellement. Les faons sont les animaux composant la cohorte née au cours de la période d'observation.

Nous avons ensuite attribué un code d'identification pour chaque individu.

Le codage du nom pour tout animal est le suivant :



Exemples :

CMA-03 = grand mâle adulte de Casabianda numéro trois

CM9-01 = mâle de Casabianda de la cohorte de l'année 1999 numéro un

QF0-02 = femelle de Quenza de la cohorte de l'année 2000 numéro deux

### ***I. 2. 1. Volume global des interactions par population***

Afin de caractériser le volume global des interactions, nous avons calculé le taux d'apparition des comportements agonistiques et sexuels au sein de chaque dyade de catégories d'individus. Ce taux a été calculé sur la période totale d'observation à l'année (avril à décembre 2003 et avril à décembre 2004) pour chaque enclos et ramené à un nombre d'actes émis par heure. Afin d'estimer des variations significatives de ce volume global d'interactions échangées, nous avons appliqué le modèle linéaire généralisé (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : log) à l'effectif des actes émis par session d'observation. Puis un test du  $\chi^2$  a été effectué sur le tableau de contingence présentant en lignes les différentes situations (enclos-année) et en colonnes le nombre d'interactions relevées pour chaque dyade de classe d'âge et de sexe pour comparer la répartition de ce volume d'interactions au sein de chaque dyade.

## ***I. 2. 2. Comportements agonistiques***

Nous nous sommes successivement intéressés aux taux et types de comportements agonistiques émis puis reçus par chaque catégorie d'individus. Puis nous avons caractérisé le flux de ces interactions en identifiant les émetteurs et les récepteurs par catégorie. Les réponses émises à l'issue d'un acte agonistique reçu, n'ont pas été détaillées du fait que les évitements constituent une grande majorité de ces réponses.

La période de reproduction ou de rut est définie comme la période durant laquelle 90% des vocalisations de brame sont émises. Elle est centrée sur la date médiane d'émission de ces vocalisations.

La période « hors rut » est définie comme l'ensemble de la période « hors reproduction » à l'exclusion des 7 jours précédant et des 7 jours suivant la période de reproduction. En effet, l'apparition des vocalisations, mais aussi leur disparition s'effectue de manière progressive. Il y a une phase transitoire avant et après le rut au cours de laquelle la fréquence des comportements de vocalisations et agonistiques, est plus proche de celle observée en période de rut que celle retrouvée durant les autres phases du cycle biologique.

### ***I. 2. 2. 1. Taux d'émission des actes agonistiques***

#### **√ *Taux d'émission d'actes agonistiques***

Nous avons calculé pour chaque individu selon la période (hors rut et rut), l'enclos (Quenza et Casabianda) et l'année (2003 et 2004) le taux d'émission d'actes agonistiques (ramené à un nombre d'actes émis par heure). Nous présenterons ainsi, pour une première appréciation de ces taux d'émissions, les cinq catégories d'individus que sont les bichettes (F1), les femelles adultes (FA) les daguets (M1), les mâles sub-adultes (MS) et les mâles adultes pour chaque enclos. Les taux d'émission pour les faons (Fo) n'ont pas été calculés du fait que l'on ne disposait pas du temps de présence de chaque individu à chaque session d'observation (les faons n'étaient pas marqués et donc non identifiables individuellement).

#### **√ *Comparaisons par catégorie du taux d'émission***

Pour chaque catégorie d'individus, nous avons testé les effets année, enclos et période sur le taux d'émission d'actes agonistiques en réalisant une sélection descendante sur un modèle linéaire généralisé mixte (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : log) dans lequel l'individu était pris comme facteur aléatoire. Un modèle linéaire, généralisé ou non, est qualifié de « mixte » dès lors qu'il inclut un ou plusieurs facteurs discrets à caractère aléatoire, en plus des facteurs « fixes » dont on désire évaluer l'effet. Dans le cas présent, le modèle de départ était systématiquement le modèle complet pour les effets fixes, à savoir le modèle incluant des effets enclos, période et année, et toutes les interactions possibles entre ces trois facteurs. Il était ensuite ajusté en enlevant à chaque pas de la sélection descendante le facteur qui avait le plus faible effet parmi les facteurs caractérisés par une probabilité supérieure à 0,05 (Michelena *et al.*, 2004).

### ***I. 2. 2. 2. Taux de réception des actes agonistiques***

#### **√ *Taux de réception d'actes agonistiques***

Le traitement des données concernant les actes agonistiques reçus a été mené à l'identique de celui réalisé pour les actes agonistiques émis. Nous avons calculé pour chaque individu selon la période (hors rut et rut), l'enclos (Quenza et Casabianda) et l'année (2003 et 2004) le taux de réception d'actes agonistiques (ramené à un nombre d'actes agressifs reçus par heure). Nous avons évalué tout d'abord les taux de réception des cinq catégories d'individus selon les différentes périodes et années et ce dans chaque enclos.

#### **√ *Comparaisons par catégorie du taux de réception***

Nous avons ensuite effectué des comparaisons au sein de chaque catégorie d'individus en fonction de l'enclos de la période et de l'année. C'est le même modèle linéaire généralisé mixte (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : log), dans lequel l'individu est pris comme facteur aléatoire, qui a été utilisé. Nous avons ainsi effectué une sélection descendante à partir du modèle le plus complet pour les effets fixes.

### ***I. 2. 2. 3. Comportements agonistiques émis et reçus selon les catégories d'individus***

Nous avons différencié neuf classes d'actes agonistiques qui sont présentés par ordre décroissant d'intensité :

- 1 – Charge = un individu en poursuit un autre*
- 2 – Coupbois = un individu donne un coup de bois*
- 3 – Boxe = un individu se dresse sur se pattes arrières et tape avec ses antérieurs*
- 4 – Tamo = un individu donne un coup de patte et mord en même temps*
- 5 – Tape = un individu donne un coup de patte*
- 6 – Mord = un individu en mord un autre*
- 7 – Menabois = un individu hoche la tête de bas en haut effectuant une menace de ses bois*
- 8 – Menacou = un individu dresse la tête, oreilles couchées en arrière et s'avance en menaçant*
- 9 – MF = un individu, par une simple approche à distance, interagit en menaçant un autre*

Nous avons déterminé, pour chacune des catégories d'individus, le nombre de chaque comportement émis durant les deux périodes à Quenza et à Casabianda en 2003 et 2004. Afin d'obtenir des profils comportementaux, nous avons réalisé des analyses factorielles des correspondances binaires sur les tableaux de contingence, à l'aide du logiciel SPAD 5.5 (Décisia France). Ces analyses utilisent la distance du  $\chi^2$  pour évaluer le degré de dépendance entre différentes modalités de variables (Escofier & Pagès, 1990; Lebart *et al.*, 1995). Ainsi deux individus se retrouvent rapprochés dans un espace multivarié s'ils ont exprimé un profil comportemental similaire, mais n'ont pas nécessairement des scores semblables sur les variables actives ayant servi à créer le nuage de points. Les représentations graphiques ont été



réalisées sur un plan défini par les deux premiers factoriels qui contribuaient le plus à la structure de l'hypernuage de points. Pour faciliter l'interprétation des graphes, la taille des points dans l'espace multivarié apparaît comme proportionnelle aux contributions absolues (variables actives). La contribution absolue de la variable active apporte des renseignements sur la part de la modalité dans l'organisation du nuage de points.

Les deux tableaux de contingence sur lesquels ont été réalisées les deux A.F.C. croisent les différentes catégories d'individus selon l'année, l'enclos et la période (48 lignes) et les 9 classes d'actes agonistiques (colonne) émis ou reçus.

Le nombre important de lignes de ces deux matrices diminuant la lisibilité, nous avons choisi de définir de grands groupes de points pour faciliter la lecture des graphiques. Pour cela nous avons réalisé pour chaque analyse une classification ascendante hiérarchique sur les principaux plans factoriels (Lebart *et al.*, 1995). Ce type d'analyse permet d'utiliser de manière synthétique l'information présente sur plusieurs des dimensions de l'analyse factorielle. Par la suite, les différentes classes obtenues ont servi à compléter les graphes d'analyse factorielle.

#### ***1. 2. 2. 4. Analyse du flux d'interactions agonistiques entre les catégories d'individus***

Nous avons relevé pour chaque catégorie d'individus le nombre d'actes agonistiques émis vers chaque catégorie. Nous avons respecté les mêmes périodes d'observation utilisées précédemment pour caractériser les taux et types d'interactions agonistiques. Nous avons ainsi créé une matrice, afin d'effectuer une analyse factorielle des correspondances binaires, croisant les différentes catégories d'individus selon l'année, l'enclos et la période (48 lignes) et les 6 catégories d'individus réceptrices (colonne) des comportements agonistiques émis. De même une classification ascendante hiérarchique sur les principaux plans factoriels a été réalisée pour faciliter la lecture des résultats.

#### ***1. 2. 3. Structure hiérarchique***

Les relations de dominance dyadiques entre les mâles ont été examinées pour les deux années 2003 et 2004, pendant la période de rut et hors période de rut. Il en a été de même pour les femelles pour les deux années 2003 et 2004 mais sur l'ensemble des deux périodes réunies.

Pour cela, les relations entre individus ont été évaluées en termes de conflits résolus (évitements de l'un des protagonistes) ou considérées comme conflits non résolus (aucun des protagonistes n'évitait l'autre). Si un individu A évitait un individu B plus souvent que l'individu B n'évitait A, sur l'ensemble des conflits résolus sur chaque période, B était considéré comme dominant sur A.

Pour un groupe de  $N$  individus nous avons établi une matrice indiquant pour chaque dyade le nombre 1 si l'individu ligne était dominant sur l'individu colonne, 0 si l'inverse, et 0,5 si la dominance ne pouvait être déterminée. Une mesure relative de dominance  $S_i$  a été calculée pour chaque individu, qui correspond au nombre d'individus dominés.

Nous avons ensuite calculé le nombre de triades circulaires  $d$ , par la formule (Appleby, 1983) :

$$d = \frac{N(N-1)(2N-1)}{12} - \frac{1}{2} \sum (S_i)^2$$

Lorsque  $N$  est inférieur à 10, une table d'Appleby (1983), indique la valeur de la probabilité  $P$ . Si  $N$  est supérieur à 10, la distribution de  $d$  s'approche de celle du  $\chi^2$ , on calcule alors le  $df$  et le  $\chi^2$  selon les formules suivantes :

$$df = \frac{N(N-1)(N-2)}{(N-4)^2} \quad \chi^2 = \frac{8}{N-4} \left[ \frac{N(N-1)(N-2)}{24} - d + \frac{1}{2} \right] + df$$

La linéarité de la hiérarchie a été ensuite appréciée grâce à l'indice  $K$  de Kendall permettant d'évaluer le caractère transitif de l'ensemble des relations dyadiques (Kendall, 1962). Cet indice varie entre 0 (linéarité nulle) et 1 (linéarité parfaite).

Si  $N$  est un nombre pair alors :

$$K = 1 - \frac{24d}{N^3 - N}$$

Si  $N$  est un nombre impair alors :

$$K = 1 - \frac{24d}{N^3 - 4N}$$

Nous avons pu ainsi affecter un rang hiérarchique à chaque individu pour obtenir une structure hiérarchique caractérisant les groupes de mâles et de femelles.

### ***I. 2. 4. Comportements reproducteur***

La période de reproduction est marquée par l'apparition de nouveaux comportements très visibles chez les mâles tels que les comportements sexuels (saillie, flehmen, ...) et le brame.

#### ***I. 2. 4. 1. Activité de brame***

Durant chaque séance d'observation était noté le nombre de brames émis par les grands mâles, les sub-adultes MS et les daguets M1 ne bramant que très rarement et généralement en l'absence de grands mâles (trois ou quatre brames entendus). Le suivi de l'activité de brame a porté sur les 6 ruts (Quenza et Casabianda de 2002 à 2004), car malgré le fait qu'une grande partie des individus n'étaient pas marqués, les grands mâles étaient aisément identifiables par la conformation de leurs bois. Une majorité des brames entendus ont pu être attribués à des individus en particulier, et du fait de la superficie des enclos, tout mâle de l'enclos qui bramait était audible du point d'observation. A l'enclos de Quenza, et de manière ponctuelle, il était possible qu'un des mâles relâchés dans la vallée de l'Asinao tourne autour de l'enclos, mais il est peu probable que nous ayons échantillonné des vocalises provenant de mâles de l'extérieur.

### ✓ *Activité de brame par enclos*

L'activité de brame est souvent utilisée comme indicateur biologique dans l'estimation des densités et structures de population par le comptage au brame (Leonard *et al.*, 1991) qui constitue une méthode complémentaire au comptage nocturne au phare (Klein, 1982). Nous avons ainsi essayé de caractériser l'influence de la structure de la population sur l'activité de brame des mâles. L'activité totale de brame a été représentée par la moyenne mobile simple, du nombre de brames entendus par session, sur une période de trois jours consécutifs d'observation. Cette moyenne mobile appliquée à une distribution d'effectifs à forte fluctuation permet de déterminer la tendance de son évolution.

Nous avons alors à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : ln) testé les effets du nombre de mâles adultes, de femelles matures et de mâles sub-adultes, ainsi que les effets enclos et année. Toutes les combinaisons de ces différents effets ont été appliquées, la sélection du modèle se faisant selon la méthode de l'A.I.C (Akaike Information Criterion) recommandée par Burnham & Anderson (2002). Le modèle qui s'ajuste le mieux aux données (le meilleur compromis entre l'exactitude et la précision) est celui qui présente la valeur d'A.I.C. la plus faible. Si la différence entre les deux valeurs d'A.I.C. les moins élevées est inférieure à 2 alors il faut utiliser le critère de parcimonie et sélectionner le modèle le plus simple, ayant donc le plus petit degré de liberté (Burnham & Anderson, 2002).

### ✓ *Activité de brame des mâles dominants*

Ayant caractérisé l'activité totale de brame de tous les mâles d'une population, nous nous sommes intéressés à celle des mâles dominants qui durant au minimum 3 jours se sont imposés aux autres mâles sur la place d'alimentation. Nous avons ainsi recensé, pour tous les mâles dominants qui se sont succédés sur la place d'observation, le nombre de brames émis durant le temps où ils étaient observables au cours de leur période de dominance. Nous avons ainsi un suivi pour certains mâles de leur activité de brame au cours de deux ruts successifs auxquels ils ont participé en tant que mâle dominant.

Nous avons représenté pour chaque enclos et chaque période de rut la moyenne mobile des vocalisations émises par tous les mâles dominants. Nous y avons ajouté toujours sous cette forme de moyenne mobile le nombre de brames émis par tous les autres mâles de l'enclos. Il s'agissait de déterminer si les mâles présentaient des niveaux d'activité de brame similaires. Toujours à l'aide du modèle linéaire généralisé (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : log) nous avons comparé les effets de l'enclos, de l'année et de l'individu sur les vocalisations émises par un mâle dominant.

### *I. 2. 4. 2. Comportements sexuels*

Nous nous sommes intéressés aux taux et types de comportements sexuels émis par les trois catégories de mâles considérées, les mâles adultes (MA), les sub-adultes (MS) et les daguets (M1). Puis nous avons caractérisé pour chaque femelle la proportion de comportements

sexuels particuliers reçus de la part des mâles dominants et des autres mâles. Nous avons traité ces données uniquement durant la période de reproduction.

#### ✓ *Taux d'émission des comportements sexuels émis par les mâles*

Nous avons calculé pour chaque individu le taux d'émission de comportements sexuels qui a été ramené à un nombre d'actes émis par heure. Nous présenterons ainsi, pour une première appréciation de ces taux d'émissions, les trois catégories de mâles pour chaque enclos. Les mâles n'étant pas tous marqués en 2002 nous ne disposons pas cette année-là de ces informations au niveau individuel.

Afin de caractériser d'éventuelles différences entre les populations des enclos en 2003 et 2004, nous avons effectué des comparaisons au sein de chaque catégorie d'individus. Pour cela nous avons testé l'effet année et enclos sur le taux d'émission de comportements sexuels au moyen d'une sélection descendante sur un modèle linéaire généralisé mixte (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : log) dans lequel l'individu est pris comme facteur aléatoire. Le modèle de départ était systématiquement le modèle complet pour les effets fixes (enclos et année) avec toutes les combinaisons possibles (interaction et additif). Puis il était ajusté en enlevant à chaque pas de la sélection descendante le facteur qui avait le plus faible effet parmi les facteurs caractérisés par une probabilité supérieure à 0,05 (Michelena *et al.*, 2004).

#### ✓ *Type de comportements sexuels émis par les catégories de mâles*

Nous avons tout d'abord différencié quatre classes de comportements sexuels qui sont présentés par ordre croissant d'intérêt pour une femelle :

- 1 - *Flairage simple* = flaire simplement la femelle sans la suivre
- 2 - *Herding* = effectuée par un enchaînement de posture particulières ou un hochement de la tête un regroupement des femelles
- 3 - *Flairage intensif* = Effectue un flairage en trotant derrière la femelle, ou flaire puis fait un flehmen ou encore flaire et lèche la femelle
- 4 - *Tentative saillie* = tente une monte sur une femelle qui finit par se dérober ou saillie la femelle

Nous avons dénombré, pour chacune des catégories d'individus, chaque item émis durant la période de reproduction à Quenza et Casabianda en 2002, 2003 et 2004. Afin d'obtenir des profils comportementaux, nous avons réalisé des analyses factorielles des correspondances binaires sur les tableaux de contingence, comme pour les comportements agonistiques. Nous avons pu exploiter les données recueillies durant l'année 2002, les mâles non marqués étant tout de même identifiables par catégorie d'âge.

### ✓ Répartition des comportements sexuels émis par les dominants sur les femelles

Nous avons relevé pour chaque mâle dominant pendant le rut le nombre de comportements sexuels émis vers chaque femelle mature. A ces mâles dominants nous avons ajouté un individu statistique qui regroupe tous les comportements émis par tous les autres mâles (M1, MS et MA) non dominants durant le rut. En effet, les comportements sexuels émis par chacun des mâles non dominants, était trop peu nombreux pour être comparés à ceux émis par les mâles dominants. Nous n'avons retenu pour cette analyse que les deux types de comportements sexuels les plus forts que sont les saillies et tentatives de saillies ainsi que les flairages intensifs. Nous avons ainsi créé une matrice, afin d'effectuer une analyse factorielle des correspondances binaires, croisant les différentes femelles matures de la population (lignes) et les mâles dominants (plus le mâle statistique) qui émettaient les comportements sexuels (colonne). Nous avons également réalisé une classification ascendante hiérarchique sur les principaux plans factoriels pour faciliter la lecture des résultats.

Cette A.F.C. a été réalisée pour les périodes de rut à Quenza en 2002, et 2003 et à Casabianda en 2003, car il fallait au minimum trois mâles qui émettaient une quantité non négligeable de comportements sexuels vers des femelles identifiables pour réaliser l'analyse. Or à Casabianda en 2002, les femelles n'étaient pas marquées donc non identifiables et en 2004 dans les deux enclos, un seul mâle fut dominant pendant la période de reproduction.

### I. 3. Grégarité

Afin d'étudier la structuration sociale de chaque population il fallait appréhender la formation et la composition des groupes d'individus en dehors du nourrissage aux mangeoires. Nous avons considéré que la phase d'arrivée sur le lieu de nourrissage en termes de constitution des groupes et de direction d'arrivée des individus, pouvait être représentative de cette organisation sociale. Préalablement à l'arrivée des animaux après les avoir appelés, il nous était possible, à Quenza, d'effectuer un circuit en voiture afin de noter ce type d'informations sur des groupes constitués et observables dans les zones de milieu ouvert. Nous avons ainsi essayé d'appréhender la structure sociale de chaque population hors période de reproduction et durant le rut.

Le niveau d'association entre deux individus  $A$  et  $B$  ( $I_{AB}$ ) au sein des groupes qui convergent à la place d'alimentation a été calculé suivant l'indice de Cole modifié par Boyce *et al.* (1999) :

$$I_{AB} = \frac{2N_{AB}}{N_A + N_B}$$

$N_A$  et  $N_B$  sont la fréquence d'observation des individus  $A$  et  $B$  et  $N_{AB}$  le nombre d'observations de  $A$  et  $B$  au sein d'un même groupe. Cet indice varie donc entre 0 (les individus n'ont jamais été observés au sein d'un même groupe) et 1 (les individus ont toujours été observés au sein d'un même groupe).

Nous avons ainsi créé une matrice d'associations caractérisant chaque paire d'individus, qui a ensuite été transformée en matrice de distance ( $D_{AB} = 1 - I_{AB}$ ) afin d'être soumise à une classification hiérarchique. Celle-ci a pour but de déceler des ensembles d'individus qui apparaissent significativement au sein de mêmes groupes.

Nous avons utilisé le logiciel MINITAB 12.2 pour effectuer une analyse multivariée des données permettant de classer les observations dans des groupes lorsque les groupes sont inconnus au départ. Cette procédure utilise une méthode hiérarchique agglomérative qui commence par la séparation de toutes les observations, chaque observation formant son propre groupe. A la première étape, les deux observations les plus proches l'une de l'autre sont réunies. A l'étape suivante, soit une troisième observation est réunie aux deux premières, soit deux autres observations s'unissent pour former un autre groupe et ainsi de suite...

Le choix de la méthode de liaison (algorithme d'agrégation) détermine la manière de définir la distance entre deux groupes de points donnés (clusters de l'arbre hiérarchique).

C'est la liaison de Ward qui a été retenue, qui d'après la littérature est la plus appropriée pour traiter les phénomènes d'association entre individus chez les animaux (Cross *et al.*, 2004; Whitehead, 1999; Wittemyer *et al.*, 2005) Dans une liaison de Ward la distance entre deux groupes est égale à la somme des écarts moyens quadratiques entre les points et leurs centres respectifs. Le but de la liaison de Ward est de minimiser la somme des carrés à l'intérieur d'un groupe.

A chaque étape, il existe une matrice de distance. L'entrée  $d(m,j)$  en ligne  $m$ , colonne  $j$ , de cette matrice est la distance entre le groupe  $m$  et le groupe  $j$ . Au départ, quand chaque observation constitue un groupe, la distance entre le groupe  $m$  et le groupe  $j$  est égale à la valeur correspondante en  $D$ , qui donne la distance entre l'observation  $m$  et l'observation  $j$ . A chaque étape de l'algorithme d'amalgamation, les deux lignes (et colonnes) de la matrice de distance correspondant aux deux groupes à regrouper sont remplacées par une nouvelle ligne (et colonne) correspondant au nouveau groupe créé par le regroupement des deux groupes. La méthode de liaison détermine comment les éléments  $d(m,j)$  de la nouvelle ligne  $m$  sont calculés à partir des éléments  $d(k,j)$  et  $d(l,j)$  des lignes  $k$  et  $l$  supprimées. La matrice de distance est calculée selon la formule :

$$D_{mj} = \frac{\left[ \left( N_j + N_k \right) d_{kj} + \left( N_j + N_l \right) d_{lj} - N_j d_{kj} \right]}{\left( N_j + N_m \right)}$$

où  $N_j$ ,  $N_k$ ,  $N_l$  et  $N_m$  sont les nombres de variables en groupes  $j$ ,  $k$ ,  $l$  et  $m$ .

Le critère permettant de décider de la fusion de deux classes (groupes de points) n'est pas basé sur une quelconque notion de distance entre classes mais sur l'augmentation de la dispersion intra-classe. Cet algorithme d'agrégation tend donc à produire de petits groupes issus d'une minimisation de leur variance (variance des distances des points du groupe à leur centre). Le programme érige alors un dendrogramme complet qui est une représentation graphique de la fusion des observations en un groupe résultant. La subdivision finale (niveau

de coupure de l'arbre hiérarchique) s'est faite en examinant les niveaux de similarité ou de distance. Dans chaque étape, le niveau de similarité est le pourcentage de la distance minimum de cette étape par rapport à la distance inter-observations maximum dans les données. La configuration de variation des valeurs de similarité ou de distance d'une étape à une autre aide alors à sélectionner le groupement final. L'étape comportant un changement brusque des valeurs (rupture dans la distribution des valeurs de distance ou de similarité) correspond à un niveau préférentiel de coupure du dendrogramme (Wittemyer *et al.*, 2005).

Nous présenterons ainsi pour chaque enclos et pour les deux années 2003 et 2004 la structuration sociale de la population pour les deux périodes (rut et hors-rut). Les faons de l'année n'étant pas marqués et donc non identifiables individuellement ont été retirés de l'analyse.

#### ***I. 4. Comportement alimentaire aux mangeoires***

La phase de nourrissage aux mangeoires était une situation qui se prêtait à l'observation de la population mais l'apport artificiel de nourriture constituait aussi une ressource alimentaire non négligeable, voire indispensable à certaines périodes de l'année. En termes de gestion d'un élevage de cerfs, il était donc important de caractériser l'accès des animaux à cette alimentation.

##### ***I. 4. 1. Accès à l'alimentation***

L'accès à l'alimentation pour chaque individu a été déterminé à l'aide des données recueillies par scan sampling. Sur les 30 minutes d'observation (comportant 15 scans), nous n'avons retenu que les 8 premiers scans (soit les 16 premières minutes) pour le traitement des données. Nous avons considéré que cette première moitié était la phase principale d'alimentation. Les mangeoires étaient en effet rapidement vidées de leur contenu, une majorité des individus désertant les mangeoires pour d'autres activités lors des 10 dernières minutes de l'observation. Afin de quantifier l'activité alimentaire de chaque individu, nous avons calculé une fréquence  $F$  d'accès à la mangeoire (nombre de fois où l'animal est vu en train de s'alimenter par rapport au nombre de fois où il est présent dans le système). Des regroupements en trois catégories ont été effectués afin d'obtenir des tailles d'échantillons suffisantes. Les trois catégories sont :

- *les mâles d'un an et plus,*
- *les femelles d'un an et plus,*
- *les faons de l'année,*

Nous avons ainsi calculé pour chaque catégorie la moyenne et l'écart-type de la fréquence d'accès des individus constituant cette catégorie. Afin d'effectuer des comparaisons entre ces classes d'âge et de sexe, nous avons transformé ces fréquences en une fonction logit où  $\text{logit}(F) = \ln [F/(1-F)]$ . Puis à l'aide d'un modèle linéaire mixte, dans lequel la session d'observation était prise comme facteur aléatoire, nous avons appliqué le test de Fisher-

Snedecor. Afin de conserver un taux d'erreur global de 0,05, nous avons appliqué la correction de Bonferroni en abaissant le seuil des comparaisons binaires entre classes d'individus à  $0,05/c$ , où  $c$  est le nombre des tests réalisés (Scherrer, 1984). Un test de Student nous a permis de comparer les catégories deux à deux. Puis à l'aide du modèle linéaire mixte nous avons testé l'influence éventuelle de la structure et de l'effectif de la population en comparant pour une même catégorie les deux enclos et les deux années d'observation.

#### ***I. 4. 2. Structuration sociale durant l'alimentation***

Ce regroupement de la population d'un enclos en un même endroit et en situation de compétition alimentaire peut modifier complètement l'organisation sociale de la population. Nous avons ainsi tenté de caractériser une éventuelle organisation sociale émergeant durant ce moment particulier et avons noté à chaque scan réalisé la composition des groupes à chaque mangeoire. Nous disposions alors du même type de données de formation de groupes utilisées pour caractériser la grégarité des populations. Selon la même méthode d'analyse, utilisée pour caractériser la grégarité, et toujours sur les huit premiers scans de chaque session d'observation, nous avons élaboré des dendrogrammes à partir de matrices d'associations par paire d'individus.



## II. Résultats

### II. 1. Structure des populations sur les 3 périodes d'observations

Lorsque nous avons commencé les premières observations en septembre 2002 au début du rut, il y avait 34 individus à Quenza et 38 individus à Casabianda. A la fin de la période d'observation en mars 2005 il y avait 28 animaux à Quenza et 33 à Casabianda.

Après les campagnes de capture initiées à partir de février 2002, il a été plus aisé de dénombrer les individus et de connaître l'âge exact des cohortes qui suivirent. Un recoupement des informations sur les naissances et les mortalités des années précédentes avec les mesures morphométriques a permis d'attribuer des âges à certains individus nés après 1999. Tous les grands mâles adultes ont été considérés comme âgés de plus de 5 ans dans les deux enclos. Les informations dont nous disposons nous ont permis de connaître l'âge des femelles jusqu'à 5 ans à Quenza mais seulement jusqu'à 3 ans à Casabianda.

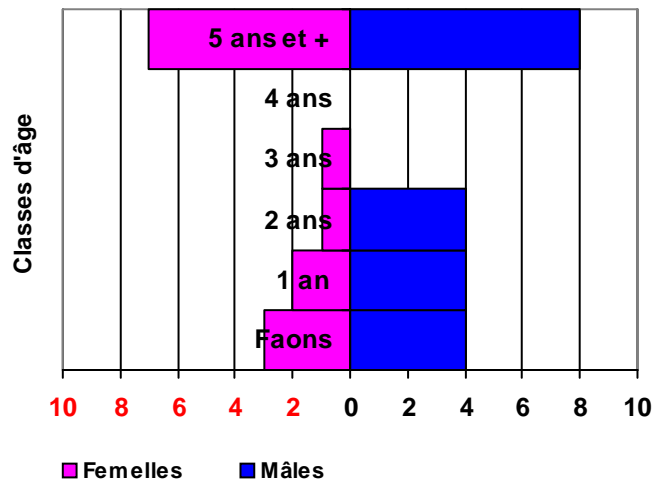
#### II. 1. 1. Structure de la population de Quenza

**Tableau XIV :** Composition de la population de l'enclos de Quenza durant les 3 périodes d'observations. Les périodes de rut sont indiquées en fond grisé.

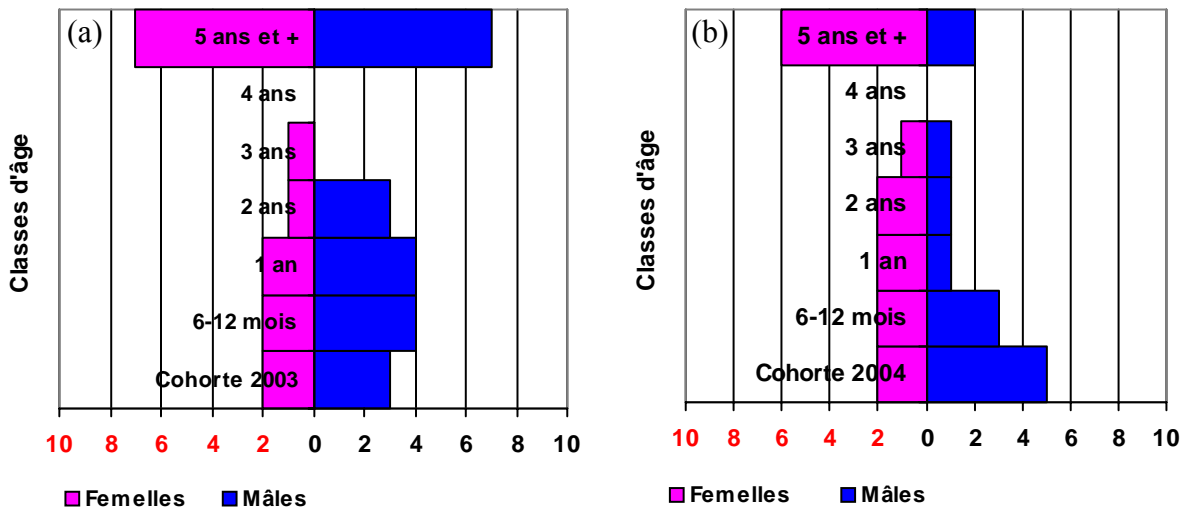
Structure de la population de Quenza		Rut 2002	1 <sup>er</sup> jour 2003	Rut 2003		Dernier jour 2003	1 <sup>er</sup> jour 2004	Rut 2004		Dernier jour 2005
		4-09-02 au 8-11-02	22-04-03	31-08-03	10-10-03	14-12-03	10-04-04	2-09-04	15-10-04	31-03-05
Mâles	5 ans et +	8	7	7	5	5	2	2	2	2
	4 ans							1	1	1
	3 ans			3	3	3	1	1	1	1
	2 ans	4	3	4	4	4	1	1	1	1
	1 an	4	4	4	4	4	1	3	3	3
Femelles	5 ans et +	7	7	7	7	7	6	6	6	6
	4 ans			1	1	1		1	1	1
	3 ans	1	1	1	1	1	1	2	2	2
	2 ans	1	1	2	2	2	2	2	2	2
	1 an	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Faons mâles		4	4	3	3	3	3	5	5	5
Faons femelles		3	2	2	2	2	2	2	2	2
<b>Total</b>		<b>34</b>	<b>31</b>	<b>36</b>	<b>34</b>	<b>34</b>	<b>21</b>	<b>28</b>	<b>28</b>	<b>28</b>

La première période d'observation se déroula pendant le rut de l'année 2002, la deuxième s'étendit d'avril 2003 à décembre 2004 et la troisième d'avril 2004 à mars 2005 (tableau XIV). A Quenza, la structure de population des années 2002 et 2003 se caractérisait par un effectif très élevé de grands mâles par rapport aux autres catégories d'individus (figures 61 et 62). Durant ces mêmes années (2002 et 2003) la sex-ratio des individus de plus d'un an était

en faveur des mâles (0,69 et 0,79) puis fut volontairement modifiée (relâcher à Saint Pierre de Venaco) en faveur des femelles (2,2) en 2004.



**Figure 61 :** Structure de la population de Quenza au début du rut en 2002.



**Figure 62 :** Structure de la population de Quenza en début de chaque période d'observation en 2003 (a) et 2004 (b) et à laquelle on a ajouté la cohorte de l'année.

Il y a eu des cohortes de sept, cinq et sept faons en 2002, 2003 et 2004 avec à chaque fois une sex-ratio à la naissance en faveur des mâles. Le taux de fécondité des femelles matures a été successivement de 0,89 en 2002, 0,45 en 2003 et 0,73 en 2004. C'est donc en 2003 que le taux de naissances a été le plus faible et c'est également cette année là que le taux de mortalité a été le plus élevé (0,15 vs 0,06 et 0,03 en 2002 et 2004).

La population des mâles au départ fortement représentée, hormis dans la classe d'âge des 3 et 4 ans, a diminué en effectif surtout pour les adultes (+ de 5 ans) et sub-adultes. De par la sex ratio déséquilibrée à la naissance, les très jeunes mâles (M1) ont toujours été d'un effectif au moins supérieur à trois mais le nombre total de mâles a diminué de moitié entre 2003 et 2004. La structure de la population de femelles a elle très peu évoluée durant les 3 années, étant

composée de peu d'individus dans les classes d'âge de un à trois ans, mais d'un effectif d'au moins 6 femelles de plus de 5 ans.

### *II. 1. 2. Structure de la population de Casabianda*

**Tableau XV** : Composition de la population de l'enclos de Casabianda durant les 3 périodes d'observations. Les périodes de rut sont indiquées en fond grisé.

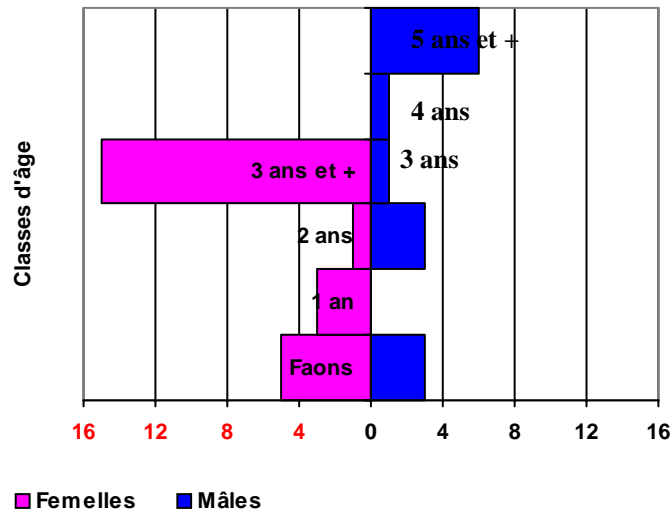
Structure de la population de Casabianda		Rut 2002	1 <sup>er</sup> jour 2003	Rut 2003		Dernier jour 2003	1 <sup>er</sup> jour 2004	Rut 2004		Dernier jour 2005
		4-09-02 au 8-11-02	23-04-03	2-09-03	20-10-03	13-12-03	10-04-04	1-09-04	23-10-04	29-03-05
Mâles	5 ans et +	6	4	4	4	4	3	3	3	3
	4 ans	1	1	1	1	1		1	1	
	3 ans	1	1	3	3	3	1			
	2 ans	3	3					1	1	1
	1 an			3	3	3	1	1	1	1
Femelles	4 ans et +	15	15	13	13	13	10	10	10	10
	3 ans			1	1	1		2	2	2
	2 ans	1	1	3	3	3	2	1	1	1
	1 an	3	3	4	4	4	1	4	4	4
Faons mâles		3	3	5	5	5	1	5	5	5
Faons femelles		5	4	7	7	7	4	6	6	6
Total		38	35	44	44	44	23	34	34	33

La première période d'observation se déroula pendant le rut de l'année 2002, la deuxième s'étendit d'avril 2003 à décembre 2004 et la troisième d'avril 2004 à mars 2005.

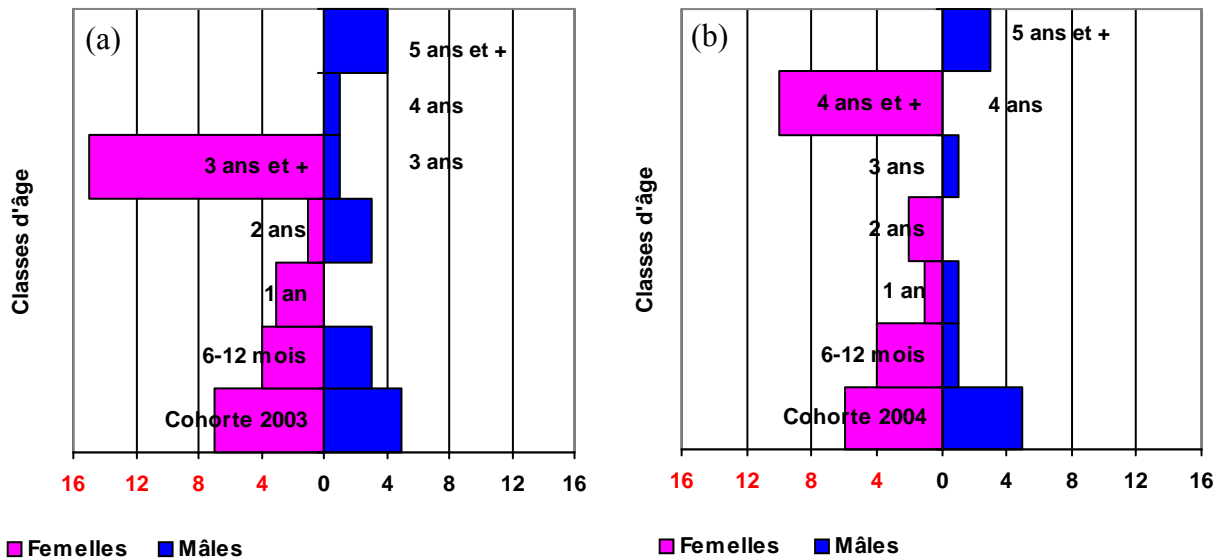
A Casabianda, la structure de population des années 2002 et 2003 se caractérisait particulièrement par un effectif de femelles très élevé par rapport aux mâles (tableau XV). Durant ces trois années la sex-ratio de la population d'individus de plus d'un an n'a cessé d'augmenter en faveur des femelles (1,72 en 2002, 2,11 en 2003 et 2,6 en 2004) (figures 63 et 64).

Il y a eu des cohortes de huit, treize et onze faons en 2002, 2003 et 2004 avec à chaque fois une sex-ratio à la naissance en faveur des femelles. Le taux de fécondité des femelles matures a été successivement de 0,67 en 2002, 0,68 en 2003 et 0,85 en 2004. Comme à Quenza, c'est en 2003 que le taux de mortalité a été le plus élevé (0,13 vs 0,05 et 0,08 en 2002 et 2004).

La population de mâles tant chez les adultes que chez les sub-adultes et très jeunes mâles a très peu varié entre 2002 et 2003 mais a diminué de moitié entre 2003 et 2004. La population de femelles n'a pas subi de grands changements dans la classe d'âge des moins de trois ans durant les 3 années. Elle a cependant été réduite d'un tiers en ce qui concerne les femelles adultes de plus de trois ans entre 2003 et 2004.



**Figure 63 :** Structure de la population de Casabianda au rut 2002.



**Figure 64 :** Structure de la population de Casabianda en début de chaque période d'observation en 2003 (a) et 2004 (b) et à laquelle on a ajouté la cohorte de l'année.

En résumé, les structures des populations étaient très différentes entre les deux enclos au début de la période d'étude (2002, 2003), la sex ratio des individus de plus d'un an étant en faveur des mâles à Quenza et très fortement en faveur des femelles à Casabianda. Ces structures étaient marquées par un effectif important de grands mâles adultes à Quenza et de femelles de plus de trois ans à Casabianda. En 2004, l'opération de réintroduction *in natura* à Saint Pierre de Venaco a permis de modifier ces structures de population dans les deux enclos et de les rendre plus similaires. Les effectifs des principales catégories de mâles (sub-adultes et adultes) ont diminué, et la sex ratio en faveur des femelles est devenue supérieure à 2. De même dans les deux enclos, la densité a fortement diminuée entre 2003 et 2004.

## ***II. 2. Comportement interactifs***

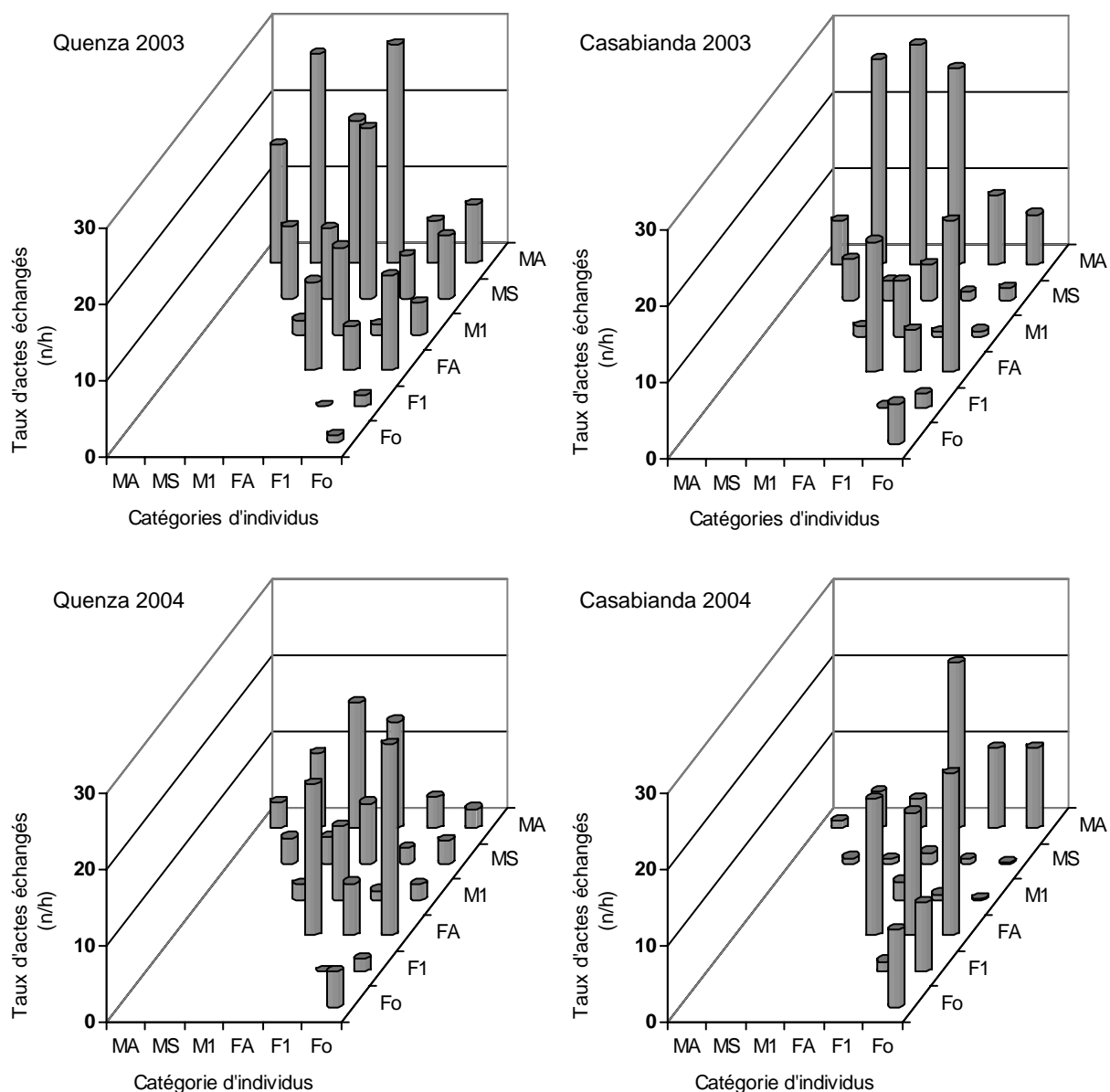
*L'ensemble des résultats des tests statistiques effectués est présenté en annexe 13.*

### ***II. 2. 1. Volume global d'échanges d'actes interactifs***

La figure 65 permet d'évaluer le volume global d'interactions agonistiques et sexuelles échangées pour chaque dyade de classe d'âge et de sexe. Le taux moyen général est de 9,99 interactions par heure à Quenza en 2003 puis 6,82 en 2004 et respectivement 8,50 et 6,44 à Casabianda en 2003 et 2004. Le volume global d'interactions est donc, chaque année, assez semblable dans les deux enclos. La baisse du niveau d'interaction entre 2003 et 2004 est à rapprocher bien évidemment de la baisse d'effectif en 2004.

Le modèle linéaire généralisé appliqué au nombre d'actes émis par session d'observation relève bien des différences significatives, avec une interaction des effets année\*enclos ( $F_{1,353}=20,188$  ;  $P \ll 0,001$ ), mais également de chaque facteur pris séparément ( $F_{1,355}=820,02$  ;  $P \ll 0,001$  pour l'année et  $F_{1,354}=110,72$  ;  $P \ll 0,001$  pour l'enclos). On a ainsi un taux d'actes échangés plus important à Quenza qu'à Casabianda et supérieur également en 2003 par rapport à 2004.

Bien que la densité (nombre d'animaux par hectare) soit plus faible à Casabianda qu'à Quenza du fait d'une superficie de l'enclos bien supérieure, il y a davantage d'animaux à Casabianda. Mais les observations ont lieu sur la place d'alimentation qui fait à peu près la même surface dans les deux enclos avec moins d'individus réunis ensemble à Quenza où l'on trouve tout de même le taux le plus élevé en 2003 (9,99 vs 8,50 ; le temps de présence moyen par individu étant sensiblement le même). Le taux d'interaction est en partie lié à l'effectif de la population mais il dépend aussi du nombre d'individus dans chaque catégorie, ainsi le volume global d'actes émis dépend de la structure de la population qui est plus ou moins différente dans les quatre situations. Un test du  $\chi^2$  réalisé sur le tableau de contingence présentant en lignes les différentes situations (enclos-année) et en colonnes le nombre d'interactions relevées pour chaque dyade indique une forte dissemblance de la répartition de ce volume d'interactions suivant les enclos et l'année ( $\chi^2=7772,182$  ; ddl=60 ;  $P < 0,001$ ).



**Figure 65 :** Taux d'actes interactifs agonistiques et sexuels (nombre / heure) émis au sein de chaque dyade de catégories d'individus caractérisant le volume global d'interactions pour chaque population pendant les périodes d'observations avril-décembre en 2003 et 2004. Les axes x et z représentent les catégories d'individus, à la croisée desquelles est représenté le taux d'actes échangés.

On observe une forte variation du taux d'interaction à la fois entre les différentes dyades pour une même année et une même population, mais également au sein d'une même dyade entre les quatre situations notamment pour les catégories MA, MS et FA. Afin de distinguer au mieux les différences constatées dans le flux d'interactions relevées pour chaque enclos et chaque année, nous avons étudié séparément les comportements agonistiques et les comportements sexuels.

## ***II. 2. 2. Comportements agonistiques***

Nous présenterons les comportements agonistiques en termes de taux d'émission et de réception ainsi qu'en termes de types de comportements émis et reçus qui caractérisent chaque catégorie d'individus. Nous ne traiterons pas de façon approfondie des réponses aux actes agonistiques émis du fait de leur trivialité. Les évitements représentent en effet 97,6% et 98,5% des réponses à Quenza en 2003 et 2004 et 98,1% et 97,3% à Casabianda en 2003 et 2004.

### ***II. 2. 2. 1. Taux d'émission des actes agonistiques***

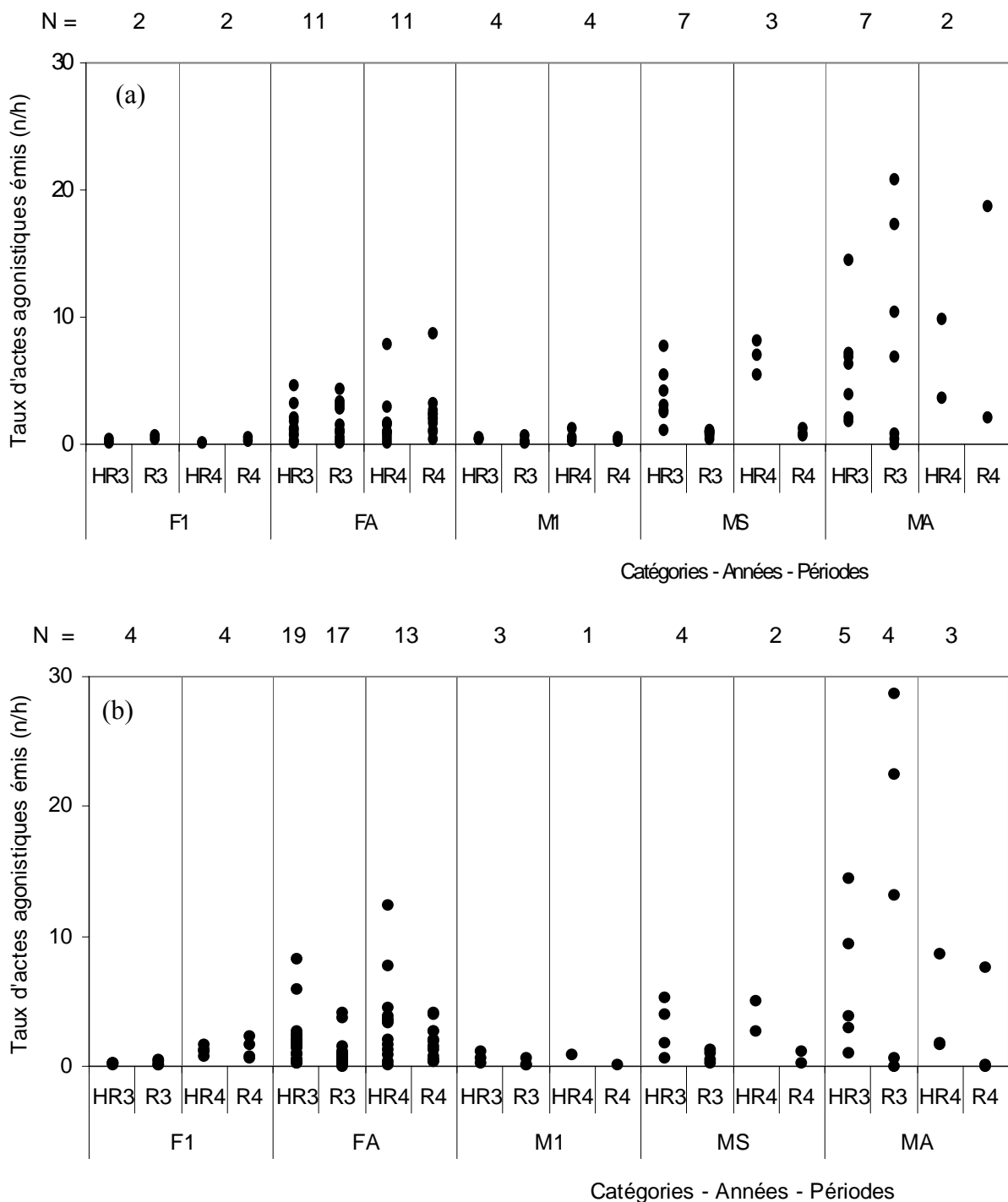
#### ***√ Présentation par enclos***

De manière globale, pour les deux années (2003 et 2004) et pour les deux enclos (Quenza et Casabianda), la distribution des taux d'émission d'actes agonistiques par catégorie est assez semblable (figure 66). Les femelles adultes (FA), les mâles sub-adultes (MS) et adultes (MA) émettent plus d'actes agonistiques que les bichettes (F1) et que les daguets (M1). Se dégage cependant une situation particulière à Casabianda en 2004, où les femelles F1 semblent émettre un peu plus et les mâles adultes un peu moins.

Dans les deux enclos, on retrouve la même distribution par catégorie du taux d'émission d'actes agonistiques. Pour une même période (rut ou hors rut) et une même année, ce sont les mâles adultes qui présentent la plus forte variation interindividuelle de l'activité agonistique. On retrouve cette variabilité en moindre proportion chez les femelles adultes et les jeunes mâles (MS) et elle est à peine perceptible à cette échelle chez les F1 et les M1.

Si l'on compare maintenant pour chaque catégorie d'individus les deux périodes rut et hors rut, sur une même année, on constate de faibles variations pour les catégories F1, FA et M1. Par contre on observe chaque année une forte diminution de ce taux d'émission en période de rut pour la catégorie MS. A contrario, on observe un élargissement de sa distribution (augmentation et baisse) chez les mâles adultes lorsque l'on passe de la période hors rut (HR) à la période de reproduction (R).

Le modèle linéaire généralisé mixte appliqué à l'ensemble des données relève une interaction quadruple catégorie\*enclos\*année\*période ( $F_{4,6949}=2,44$  ;  $P=0,045$ ).



**Figure 66 :** Taux d'actes agonistiques émis (nombre / heure) par les individus classés en 5 catégories (F1, FA, M1, MS et MA) constituant la population de Quenza (a) et de Casabianda (b), hors période de rut (HR) et en période de reproduction (Rut), en 2003 (HR3 et R3) et 2004 (HR4 et R4). N est le nombre d'individus composant chaque classe d'âge.

√ *Comparaison par catégorie d'individus des taux d'émission*

Nous avons tenté pour chaque catégorie d'individus de déterminer l'influence de la période, de l'année et de l'enclos sur le taux d'émission d'actes agonistiques.

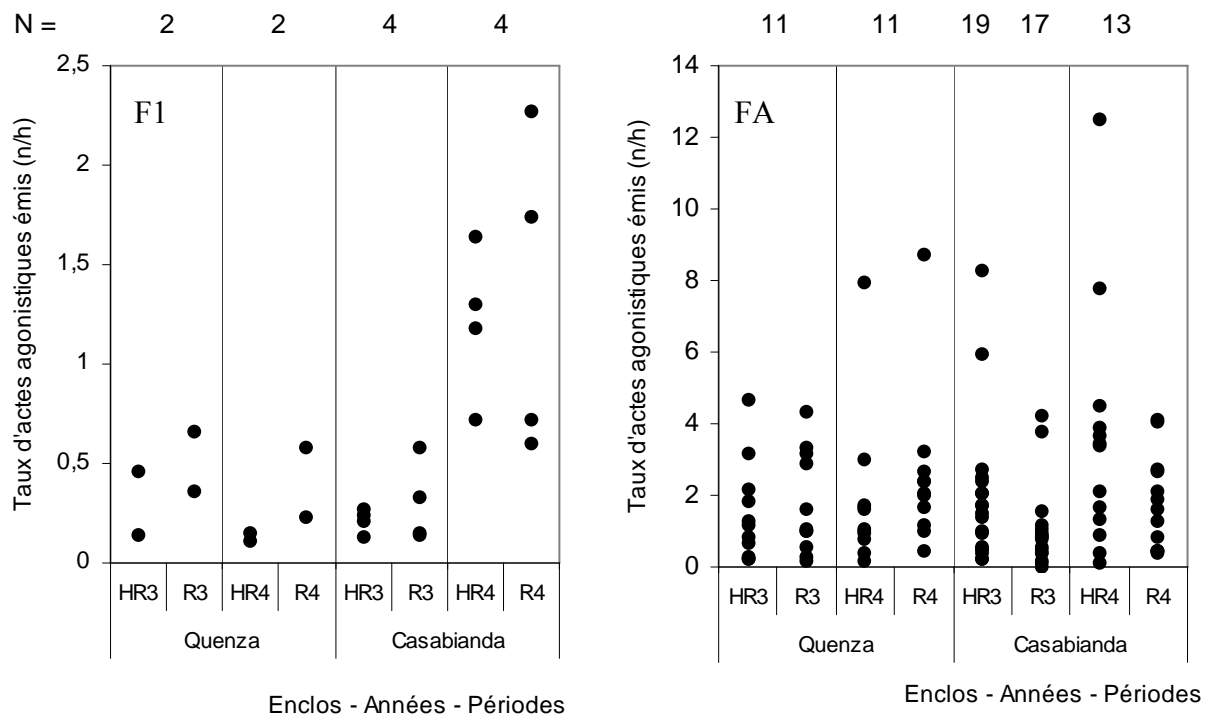


Excepté pour les femelles adultes FA, les résultats des tests effectués indiquaient pour chaque interaction double significative, un effet additif de chacun des facteurs composant l'interaction.

### √ *Bichettes F1*

Le nombre de bichettes F1 est relativement faible (N=2 et N=4), et ne varie pas entre les deux années à Quenza et Casabianda. C'est la catégorie qui présente le plus faible taux d'émission d'actes agonistiques et l'on remarque au premier abord la situation particulière qu'est l'enclos de Casabianda en 2004 où les bichettes émettent plus et présentent une légère variabilité interindividuelle toute l'année (figure 67). Cependant peu de changements de ce taux ont été observés entre les deux périodes hors rut et rut, et ceci dans les quatre situations.

Le modèle linéaire généralisé mixte révèle un effet enclos, un effet année et un effet année\*enclos ( $F_{1,8}=13,84$  ;  $P=0,006$ ). Ceci s'explique essentiellement par les fortes valeurs obtenues à Casabianda en 2004. Aucun élément ne nous permet d'expliquer ce fort niveau d'interactions à Casabianda cette année là.



**Figure 67 :** Graphique comparatif des taux d'émissions d'actes agonistiques de la catégorie bichette F1 (à gauche) et femelle adulte FA (à droite) selon les enclos, l'année et la période. N est le nombre d'individus composant chaque classe d'âge.

### √ *Femelles adultes FA*

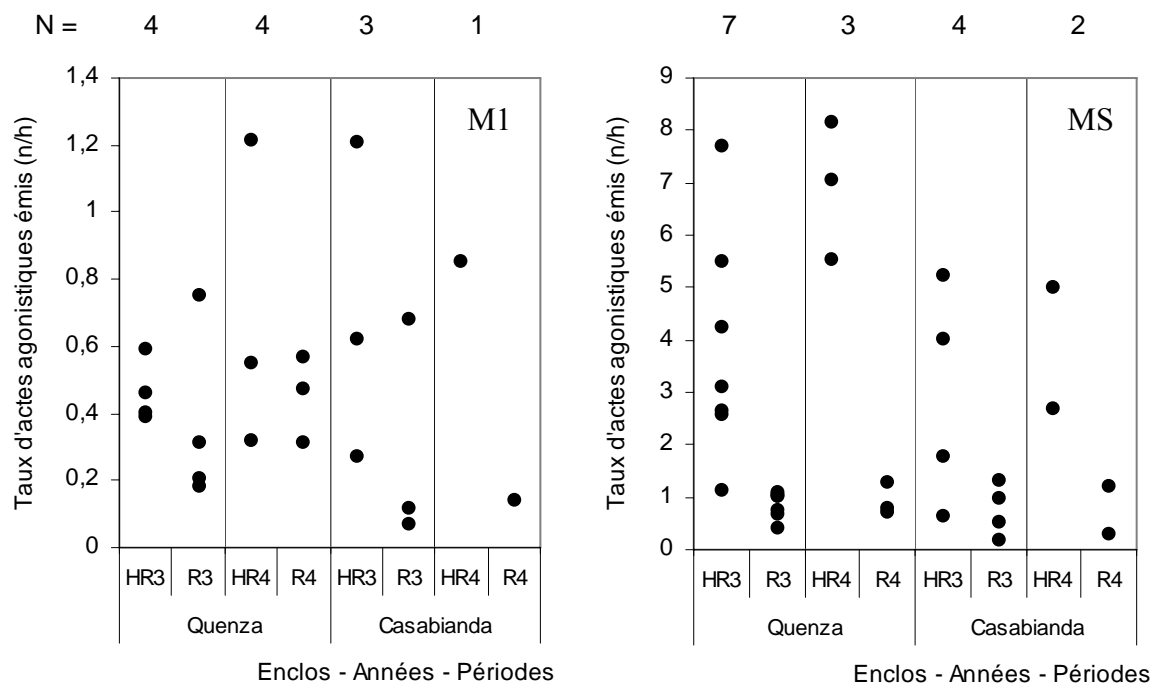
Entre 2003 et 2004 le nombre de femelles adultes ne varie pas à Quenza (N=11) tandis qu'il diminue à Casabianda (N=19 à N=13). Les femelles adultes sont une catégorie qui présente une des plus fortes variabilités interindividuelles du taux d'émission d'actes agonistiques et quelque soit la période, l'enclos et l'année (figure 67). Il y a dans chaque enclos une à deux femelles qui se distinguent en émettant au moins dix fois plus d'actes agonistiques que d'autres femelles.

Bien que l'analyse statistique révèle des effets significatifs pour l'année ( $F_{1,3622}=78,63$  ;  $P<0,001$ ) et l'enclos ( $F_{1,3622}=108,29$  ;  $P<0,001$ ) il apparaît un effet de l'interaction enclos\*année ( $F_{1,3622}=91,24$  ;  $P<0,001$ ) qui ne permet pas de mettre en évidence l'influence prépondérante d'un des facteurs sur le taux d'interaction émis par les femelles adultes.

De façon empirique, la lecture du graphique dénote un taux d'interaction qui diminue chaque année en période de rut à Casabianda tandis qu'à Quenza il demeure semblable quelque soit l'année et la période.

### √ *Daguets M1*

L'effectif de la catégorie des jeunes mâles M1 passe de 4 à 3 individus à Quenza et de 3 à 1 seul individu à Casabianda entre 2003 et 2004. Pour les daguets M1, le taux d'émissions d'actes agonistiques est légèrement supérieur à celui caractérisant les bichettes (F1). Peu visible sur le graphique, il ressort cependant un effet significatif de la période ( $F_{1,781}=7,12$  ;  $P=0,008$ ), les daguets émettant moins d'actes agonistiques durant le rut qu'en période hors rut (figure 68). La variabilité interindividuelle du taux d'émission est comme chez les F1, relativement faible par rapport à celle constatée chez les femelles adultes, les sub-adultes et surtout les grands mâles adultes.



**Figure 68 :** Graphique comparatif des taux d'émissions d'actes agonistiques de la catégorie jeune mâle M1 (à gauche) et mâle sub-adulte MS (à droite) selon les enclos, l'année et la période. N est le nombre d'individus composant chaque classe d'âge.

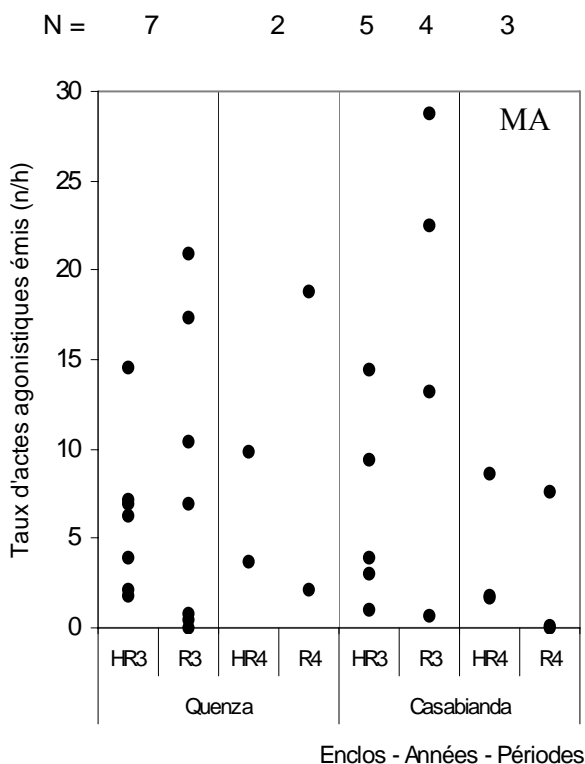
### √ *Mâles sub-adultes MS*

Chez les mâles sub-adultes MS, il ne reste en 2004 que 3 individus sur 7 à Quenza et 2 individus sur 4 à Casabianda. Le taux général d'émission des actes agonistiques est, notamment pendant la période hors rut, comparable à celui des femelles adultes. La très forte variabilité interindividuelle, constatée à cette même période, s'estompe pendant le rut (figure 68).

L'analyse statistique révèle un effet année ( $F_{1,926}=25,59$  ;  $P<0,001$ ) très certainement lié à la réduction de l'effectif de mâles présents en 2004 dans chacun des deux enclos. L'effet période ( $F_{1,926}=5,23$  ;  $P=0,022$ ) est très marqué quelque soit l'enclos et l'année, traduisant pour tous les individus de la catégorie une très forte diminution du taux d'émission pendant le rut.

### √ Mâles adultes MA

L'effectif des grands mâles MA a été réduit entre les deux années dans les deux enclos, passant de 7 à 2 individus à Quenza et de 5 à 3 individus à Casabianda. La variabilité interindividuelle du taux d'émission d'actes agonistiques est très importante, quelque soit l'année, l'enclos ou la période (figure 69). Cette variabilité résulte d'une forte opposition entre des mâles émettant très peu et quelques autres présentant les plus forts taux d'émission



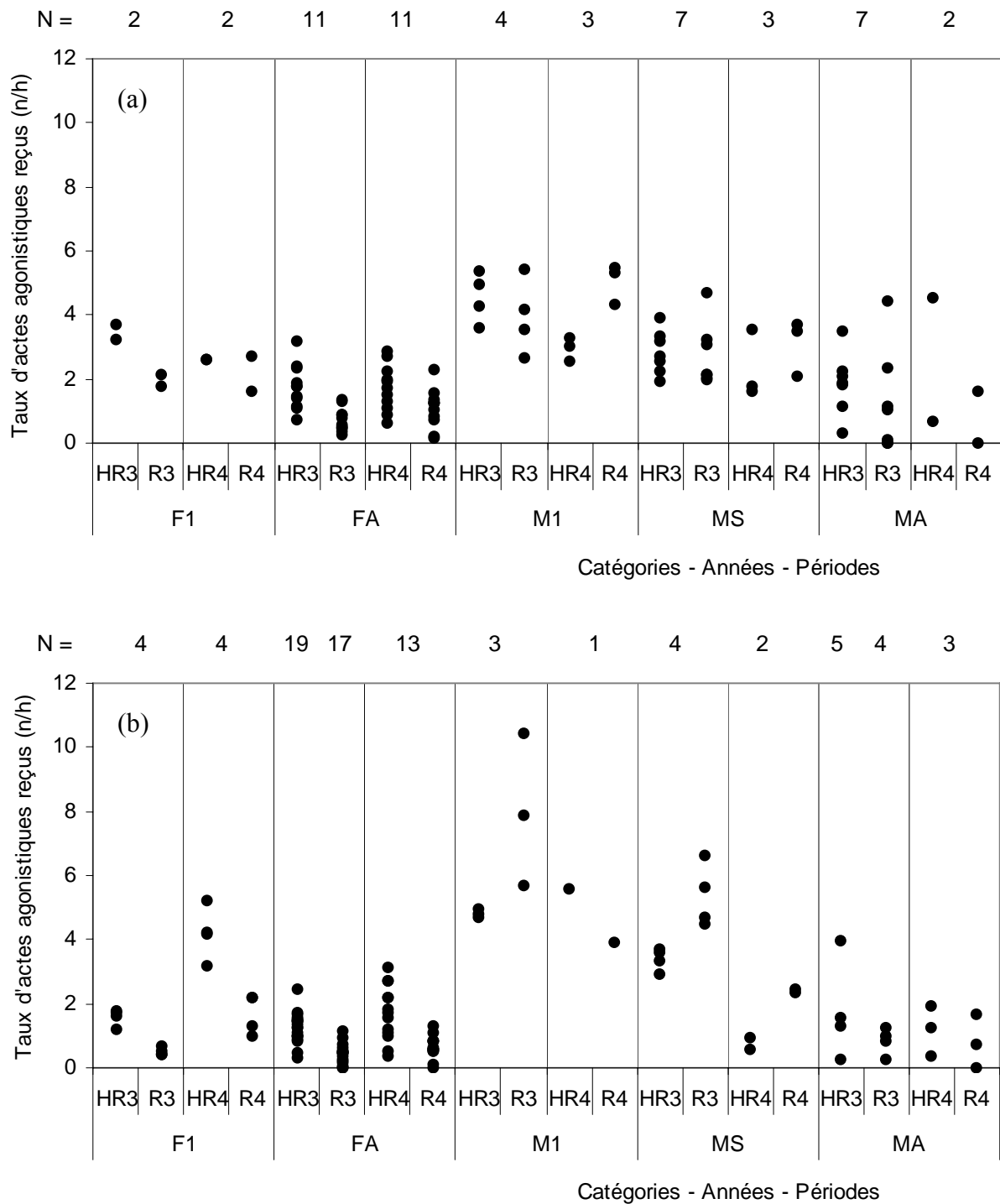
notamment pendant le rut. Le modèle linéaire généralisé retient dès le départ l'interaction enclos\*année\*période ( $F_{1,767}=7,91$  ;  $P=0,005$ ) nous avons alors effectué deux autres tests en séparant les périodes afin de comparer les enclos chaque année. L'analyse statistique hors période de rut révèle un petit effet année ( $F_{1,416}=3,16$  ;  $P=0,076$ ) qui caractérise le plus faible des taux d'émission en 2004 à Casabianda. En période de reproduction, l'interaction enclos\*année est significative ( $F_{1,342}=26,20$  ;  $P<0,001$ ), traduisant la situation particulière à Casabianda en 2004 avec l'absence de mâles à très fort taux d'émission d'actes agonistiques.

**Figure 69 :** Graphique comparatif des taux d'émissions d'actes agonistiques de la catégorie mâle adulte MA selon les enclos, l'année et la période. N est le nombre d'individus composant chaque classe d'âge.

En résumé, on note que le taux d'interactions émis par les animaux varie très fortement suivant la catégorie à laquelle on s'adresse. Les F1 et M1 émettent très peu aux deux périodes et dans les 2 enclos. Les femelles adultes (FA) émettent davantage d'actes interactifs que les jeunes individus, mais avec une très forte variabilité entre les femelles. Ce sont les mâles sub-adultes (MS) et surtout les mâles adultes (MA) qui émettent le plus d'actes interactifs et de façon très différente suivant la période. En effet, tandis qu'en général, tous les mâles sub-adultes voient leur taux d'émission décroître fortement pendant le rut, certains mâles adultes à l'inverse voient leur taux d'émission s'accroître radicalement. Secondairement Casabianda 2004 paraît être une situation particulière du fait que l'on y observe le plus faible taux d'émission des mâles adultes et le plus fort taux d'émission des femelles F1.

## II. 2. 2. 2. Taux de réception des actes agonistiques

### √ Présentation par enclos



**Figure 70 :** Taux d'actes agonistiques reçus (nombre / heure) par les individus classés en 5 catégories (F1, FA, M1, MS et MA) constituant les populations de Quenza (a) et de Casabianda (b), hors période de rut (HR) et en période de reproduction (R), en 2003 (HR3 et R3) et 2004 (HR4 et R4). N est le nombre d'individus composant chaque classe d'âge.

Comme le montre la figure 70, seule la catégorie des femelles (FA) présente des similarités fortes entre les deux enclos et les deux années. Quelque soit la catégorie les variations interindividuelles sont bien moins importantes que celles observées pour les taux d'émission et ne dépassent pas un rapport de un à cinq (rut 2003 à Quenza pour les mâles adultes). De même on constate que le taux maximal de réception est bien plus faible que le taux maximal d'émission.

De manière globale ce sont les catégories de mâles M1 et MS qui reçoivent le plus de comportements agonistiques, surtout à Casabianda. Les adultes mâles et femelles (FA et MA) sont dans chacun des enclos les catégories qui reçoivent le moins d'actes agonistiques. Pour la catégorie de bichettes (F1) les résultats sont très variables suivant l'enclos, l'année et la période.

Le modèle linéaire généralisé mixte appliqué à l'ensemble des données relève une interaction quadruple catégorie\*enclos\*année\*période ( $F_{4,6949}=5,47$  ;  $P<0,001$ ).

### √ *Comparaison par catégorie d'individus des taux de réception*

Dans l'application du modèle linéaire mixte généralisé, les fortes dissemblances ont induit pour toutes les catégories, excepté les MA, un effet significatif d'au moins deux interactions double entre les facteurs enclos, période et année. Nous avons donc choisi de traiter séparément, comme pour les taux d'émission des mâles adultes, les deux périodes hors rut et rut, en tenant compte des facteurs enclos et année. Le plus souvent les tests ont mis en évidence un effet significatif d'une interaction entre les facteurs enclos et année ainsi qu'un effet de ces deux facteurs indépendamment l'un de l'autre.

#### √ *Bichettes F1*

Le faible nombre de bichettes F1 ne varie pas entre les deux années à Quenza (N=2) et Casabianda (N=4). Le taux de réception pour cette catégorie est relativement élevé mais très variable d'une année sur l'autre et entre les deux enclos (figure 71). Cependant la variabilité interindividuelle au cours d'une même période reste assez faible.

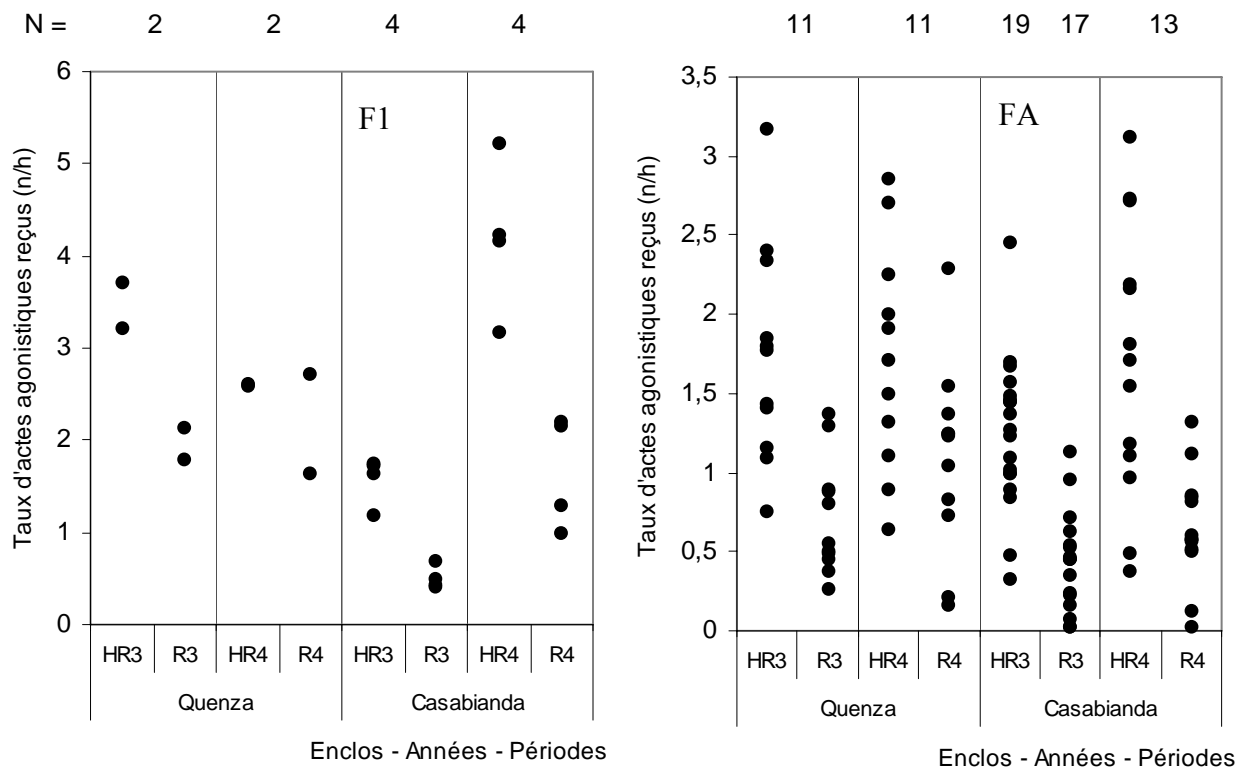
Bien qu'on ne puisse le tester statistiquement il semble, à la lecture de la figure, que les F1 reçoivent moins d'actes agonistiques durant les périodes de rut qu'en dehors de celles-ci.

#### √ *Femelles adultes FA*

Entre 2003 et 2004 le nombre de femelles adultes ne varie pas à Quenza (N=11) tandis qu'il diminue à Casabianda (N=19 à N=13). Le niveau du taux d'interactions reçues est relativement bas et la variabilité interindividuelle assez importante (figure 71). Comme pour les femelles F1, il apparaît à la lecture du graphique que le taux de réception d'actes agonistiques est plus faible durant la période de reproduction, ce quelque soit l'année et l'enclos.

Durant la période hors rut, il est difficile de distinguer des dissemblances, la plus évidente étant l'année 2003 à Casabianda qui se caractérise par un plus faible taux de réception (effet de l'interaction année\*enclos  $F_{1,1461}=5,39$  ;  $P=0,020$ ).

L'analyse statistique en période de rut relève un effet indépendant des deux facteurs enclos ( $F_{1,29}=6,51$  ;  $P=0,016$ ) et année ( $F_{1,2130}=10,44$  ;  $P=0,001$ ) qui traduisent une légère différence. Le taux de réception pour les femelles adultes de Casabianda est un peu plus faible que celui des femelles de Quenza et ce taux augmente légèrement entre 2003 et 2004 dans les deux enclos.



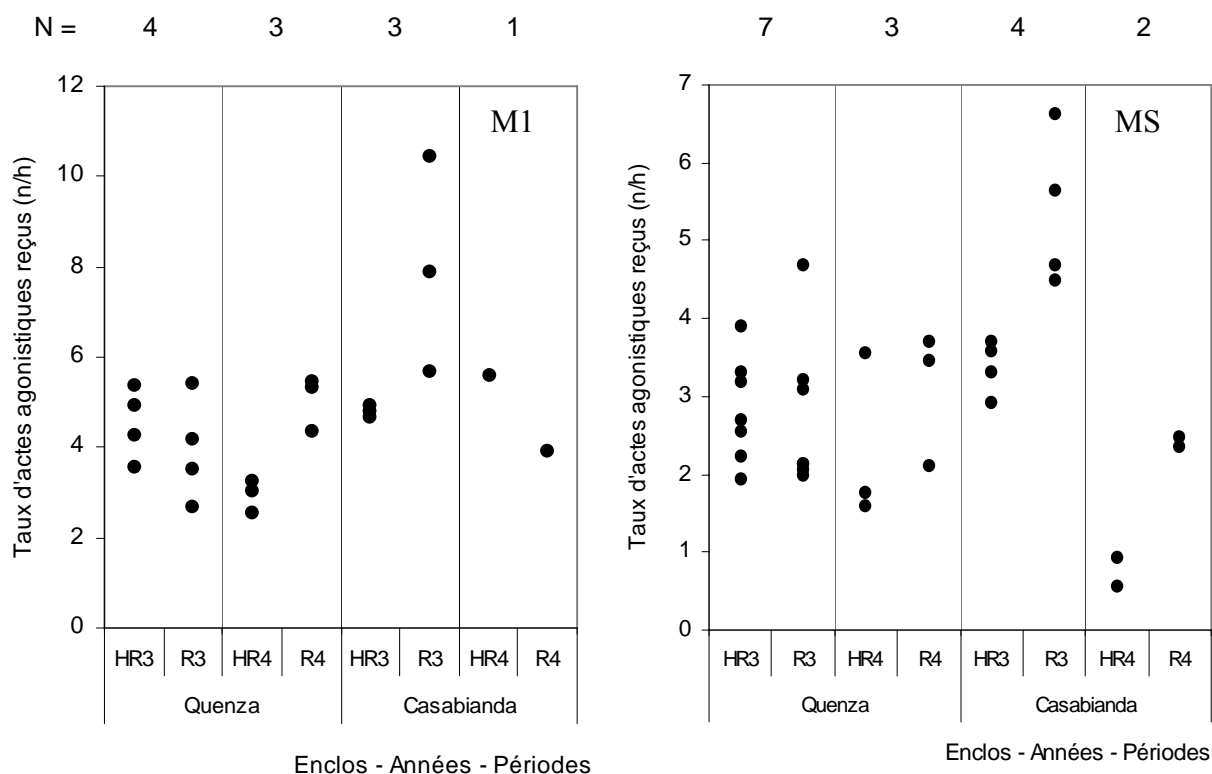
**Figure 71 :** Graphique comparatif des taux de réception des actes agonistiques de la catégorie bichette F1 (à gauche) et femelle adulte FA (à droite) selon les enclos, l'année et la période. N est le nombre d'individus composant chaque classe d'âge.

#### √ *Daguets M1*

L'effectif de la catégorie des jeunes mâles M1 passe de 4 à 3 individus à Quenza et de 3 à 1 seul individu à Casabianda entre 2003 et 2004. Les mâles M1 présentent les taux de réception les plus élevés de toutes les catégories d'individus. La variabilité interindividuelle est importante bien que tous les individus reçoivent un fort taux d'actes agonistiques (figure 72). Les différences statistiques relevées sont dues essentiellement au fort taux de réception qui caractérise la période de reproduction à Casabianda en 2003.

#### √ *Mâles sub-adultes MS*

Chez les mâles sub-adultes MS, il ne reste en 2004 que 3 individus sur 7 à Quenza et 2 individus sur 4 à Casabianda. Le taux de réception des mâles sub-adultes est élevé et la variabilité interindividuelle importante, tous les MS présentant généralement un fort taux de réception (figure 72). L'analyse statistique pour chaque période est significative pour l'interaction enclos\*année ( $F_{1,451}=10,18$  ;  $P=0,001$  en HR et  $F_{1,461}=12,74$  ;  $P<0,001$  en R) et rend difficile la caractérisation des effets des différents facteurs.



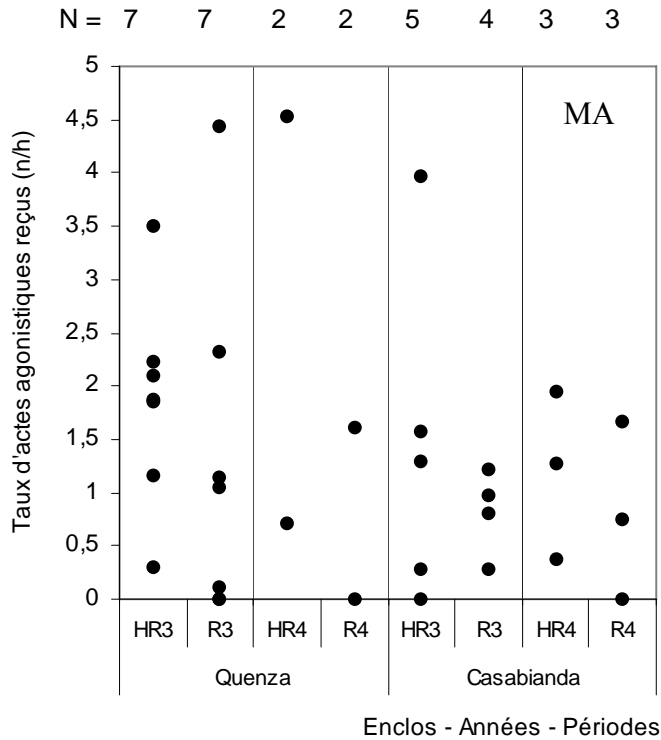
**Figure 72 :** Graphique comparatif des taux de réception d’actes agonistiques de la catégorie jeune mâle M1 (à gauche) et mâle sub-adulte MS (à droite) selon les enclos, l’année et la période. N est le nombre d’individus composant chaque classe d’âge.

On remarque cependant à la lecture du graphique une différence entre les deux enclos. Le taux de réception des sub-adultes de Quenza varie très peu au cours des périodes et des années tandis qu’à Casabianda il augmente par deux fois entre la période hors rut et la période de reproduction. Dans ce même enclos, les sub-adultes reçoivent moins d’actes agonistiques en 2004 qu’en 2003.

### √ Mâles adultes MA

L’effectif des grands mâles MA a été réduit dans les deux enclos entre les deux années, passant de 7 à 2 individus à Quenza et de 5 à 3 individus à Casabianda. Les taux de réception des mâles adultes sont parmi les moins élevés, certains individus ne recevant aucun ou très peu d’actes agonistiques (figure 73). La variabilité interindividuelle s’en retrouve alors assez importante, certains mâles recevant à l’opposé de nombreux actes agonistiques.

La catégorie des mâles adultes est la seule à ne présenter, à l’analyse statistique, qu’une seule interaction significative avec les trois facteurs ( $F_{1,770}=5,41$  ;  $P=0,02$  pour l’interaction année\*période).



**Figure 73 :** Graphique comparatif des taux de réception d'actes agonistiques caractéristiques de la catégorie mâle adulte MA selon les enclos, l'année et la période. N est le nombre d'individus composant chaque classe d'âge.

La représentation graphique dénote de manière générale une diminution du taux de réception des grands mâles durant la période de rut. Ils sont en effet hors période de rut, notamment durant la phase de chute et de refait de leurs bois, plus souvent récepteurs d'actes agonistiques émis par les sub-adultes. Secondairement on constate une particularité à Casabianda en 2003, aucun individu ne présentant de très fort taux de réception durant les deux périodes.

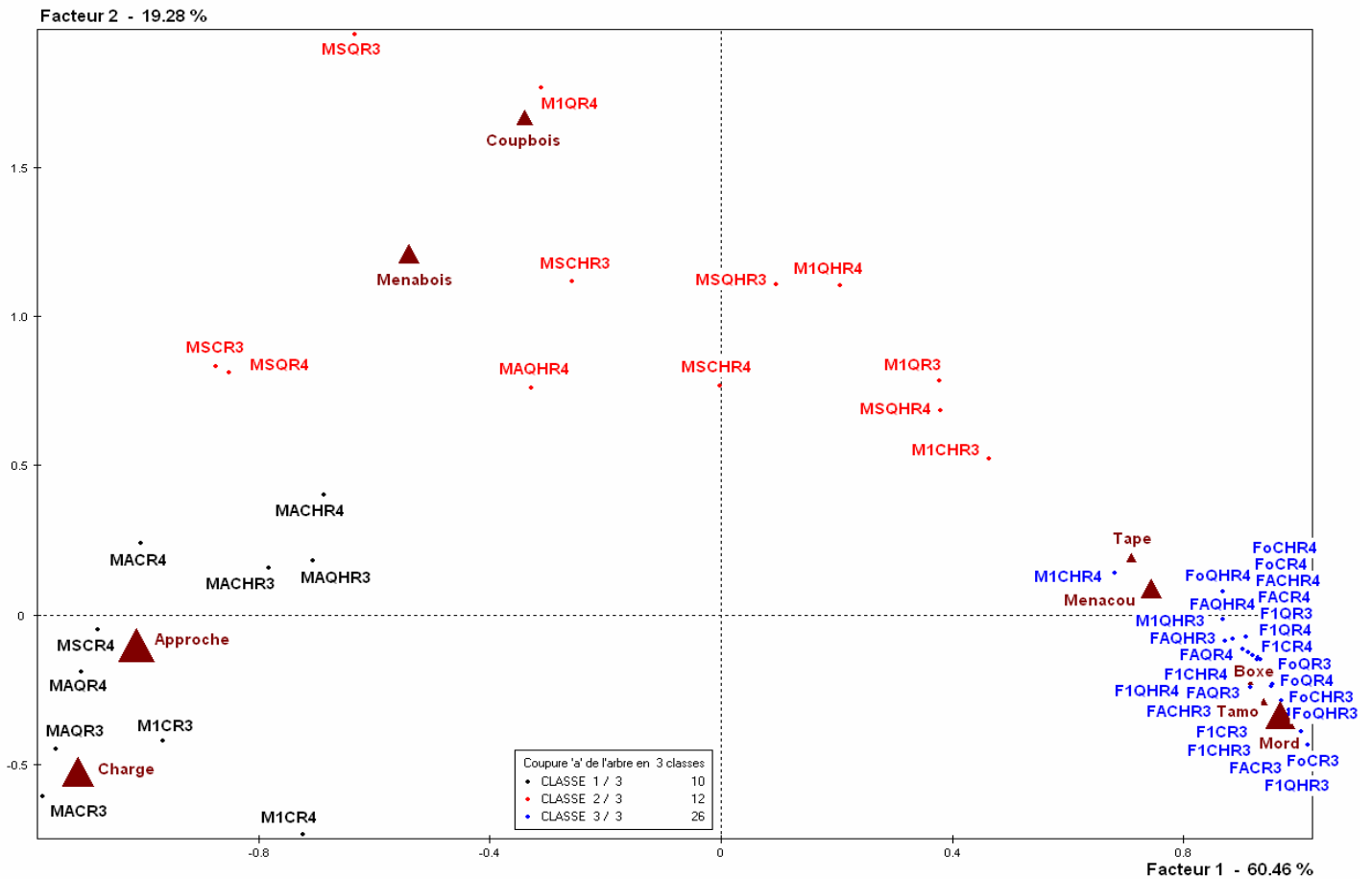
En résumé, on remarque que le taux de réception de comportements agonistiques reçus est variable selon les catégories d'individus avec un niveau de variation interindividuelle moindre que le taux d'émission d'actes agonistiques. Les catégories M1 et MS sont celles qui reçoivent le plus d'actes agonistiques, avec cette particularité que tous les individus de ces catégories présentent un fort taux de réception. Ce sont les adultes mâles et femelles qui présentent régulièrement le plus faible taux de réception d'actes agonistiques. La période semble avoir un effet sur les femelles (F1 et FA) qui reçoivent moins d'actes pendant le rut. L'évolution du taux de réception d'actes agonistiques à Quenza varie peu entre les deux années pour chaque catégorie, tandis qu'il augmente à Casabianda pour les bichettes F1 et diminue pour les sub-adultes MS entre 2003 et 2004.

### II. 2. 2. 3. Comportements agonistiques émis et reçus selon les catégories d'individus

#### √ Types d'actes émis par les catégories d'individus

Un calcul du  $\chi^2$  réalisé sur le tableau de contingence présentant en lignes les différentes catégories d'individus selon l'année, l'enclos et la période et en colonnes le type d'actes agonistiques émis indique une forte dissemblance dans la répartition de ces derniers ( $\chi^2=16791,138$  ; ddl=329 ;  $P<0,001$ ).





**Figure 74 :** Projection des variables comportementales agonistiques émises et des catégories d'individus émetteurs de ces comportements pour chaque enclos, année (2003 et 2004) et période (HR et R) sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. Les triangles correspondent aux modalités des types d'actes émis (variable active) et les points correspondent aux modalités de la variable croisant les catégories d'individus, enclos, période et année. Les couleurs illustrent les différentes classes retenues suite à une classification ascendante hiérarchique sur les deux premiers facteurs de l'AFC.

Les deux premiers axes factoriels de l'AFC réalisée sur cette matrice (figure 74) expliquent plus de 79% de l'inertie totale du nuage de points. Le premier facteur, à la contribution de 60,45%, oppose les actes de type « charge et approche » aux actes que sont « mord et menacou ». Le deuxième facteur, à la contribution de 19,28%, distingue les actes de type « charge et mord » des actes « coupbois et menabois » qui sont des comportements uniquement émis par les mâles.

La classification ascendante hiérarchique sur les deux premiers plans factoriels permet d'effectuer une partition en trois groupes et l'A.F.C. révèle trois profils de comportements qui regroupe (1) les actes « charge et approche », puis (2) « menabois et coupbois » et enfin (3) « tape, mord, menacou, boxe, tamo et mord ». Le premier profil comportemental est composé d'actes agonistiques dont la caractéristique principale est qu'ils sont émis alors que les deux individus sont à distance l'un de l'autre. Le deuxième profil concerne les comportements faisant intervenir les bois du cerf et donc uniquement émis par des mâles. Enfin le troisième

profil rassemble les comportements avec contact (hormis avec les bois) comportant des coups de pattes et/ou des morsures et la menace de proximité « *menacou* ». Au niveau des catégories d'animaux, on observe une ségrégation des sexes selon le type de comportements émis. Les deux premiers groupes sont exclusivement constitués de mâles (en noir et en rouge) qui présentent les profils (1) et (2), tandis que les femelles (FA et F1) et les faons (Fo) constituent un troisième groupe (en bleu) caractérisé par le profil (3). Dans ce troisième groupe, on ne peut faire de distinctions entre les trois catégories (FA, F1 et Fo) qui émettent majoritairement cinq types de comportements agonistiques et essentiellement des menaces et des morsures. Chez les mâles, on a une ségrégation par classe d'âge, le premier groupe étant composé majoritairement par les mâles adultes (MA) et le deuxième par les sub-adultes (MS) et les daguets (M1). Les mâles adultes interagissent surtout par des comportements de menace à distance notamment pendant la période de reproduction (R). Les mâles sub-adultes et les daguets interagissent beaucoup à faible distance avec les bois (*menaboïs* et *coupboïs*). Pour chaque catégorie de mâles, on observe sur le plan factoriel un gradient dans la distribution des individus statistiques « Catégories-Enclos-Années-Périodes » en fonction de la période. Au cours de la période hors rut, les mâles adultes sont caractérisés par un répertoire comportemental diversifié (« *menaboïs*, *coupboïs*, *approche* »), tandis qu'en période de rut les actes émis se recentrent fortement autour des comportements « *charge et approche* ». En ce qui concerne les mâles MS et M1, nous observons un même gradient de plus forte ampleur qui s'étend vers les types de comportements émis principalement par les femelles. Hors période de rut leur répertoire comportemental est constitué par les actes « *menaboïs*, *coupboïs*, *tape*, *menacou* et *mord* » tandis qu'en période de reproduction leurs actes agonistiques se répartissent plus entre les comportements de type « *coupboïs*, *menaboïs*, *approche* et *charge* ». Nous constatons également une différenciation entre les deux enclos pour la catégorie des daguets (M1) pendant le rut, ceux de Casabianda émettant bien plus d'approches et de charges que ceux de Quenza.

### √ *Types d'actes reçus par les catégories d'individus*

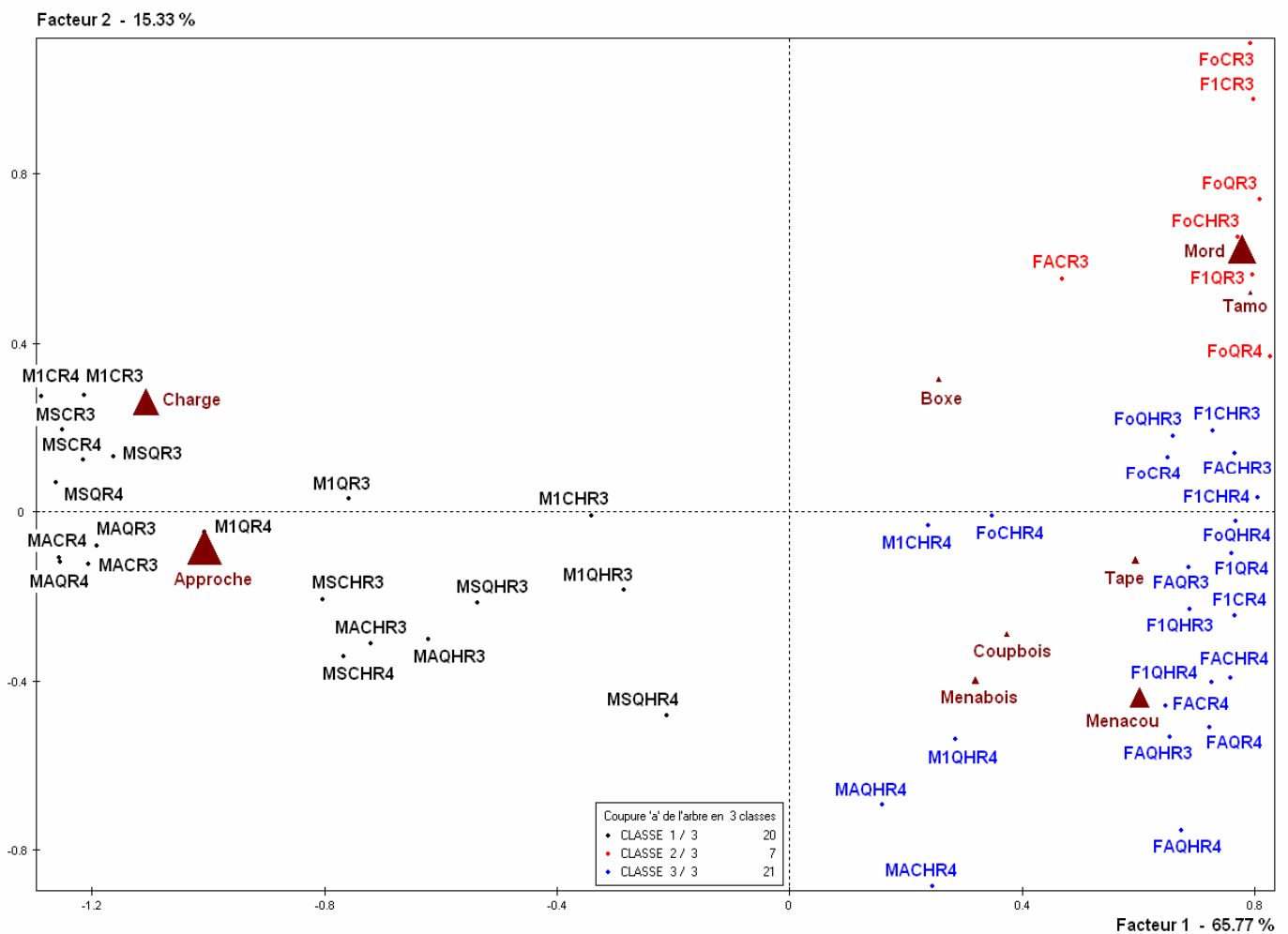
Un calcul du  $\chi^2$  réalisé sur le tableau de contingence présentant en lignes les différentes catégories d'individus selon l'année, l'enclos et la période et en colonnes le type d'actes agonistiques reçus indique une forte dissemblance dans la répartition de ces derniers ( $\chi^2=11947,572$  ; ddl=329 ; P<0,001).

Les deux premiers axes factoriels de l'AFC (figure 75) expliquent plus de 85% de l'inertie totale du nuage de points. Le premier facteur, à la contribution de 65,77%, oppose les actes de type « *charge et approche* » (d'abscisse négative) à tous les autres actes (en abscisse positive), surtout « *mord et menacou* ». Le deuxième facteur, à la contribution de 15,33%, distingue l'acte de type « *mord* » de l'acte « *menacou* » qui sont les deux principaux comportements exprimés émis par les femelles.

La classification ascendante hiérarchique sur les deux premiers plans factoriels permet d'effectuer une partition en trois groupes et l'A.F.C. révèle trois profils de comportements reçus qui regroupent les actes « *charge et approche* », puis « *menaboïs*, *coupboïs*, *menacou* et *tape* » et enfin « *mord et tamo* ». Le premier profil est composé d'actes agonistiques dont la caractéristique principale est d'être émis alors que les deux individus sont séparés par une

certain distance. Le deuxième profil est un mélange de comportements faisant intervenir les bois du cerf et de comportements de menace et coup de pattes principalement émis par les femelles. Enfin le troisième profil rassemble les deux comportements agonistiques reçus impliquant une morsure.

On observe également ici une certaine ségrégation des sexes malgré un regroupement différent des types d'actes. Le premier groupe (en noir) comprend exclusivement des mâles de toute classe d'âge, le deuxième essentiellement des femelles FA et F1 (en bleu) et le troisième un mélange de faons, de femelles F1 (en rouge). Dans ce dernier groupe on retrouve majoritairement les faons et les femelles pendant la période de reproduction en 2003.



**Figure 75 :** Projection des variables comportementales agonistiques reçues et des catégories d'individus récepteurs de ces comportements pour chaque enclos, année (2003 et 2004) et période (HR et R) sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. Les triangles correspondent aux modalités des types d'actes reçus (variable active) et les points correspondent aux modalités de la variable croisant les catégories d'individus, enclos, période et année. Les couleurs illustrent les différentes classes retenues suite à une classification ascendante hiérarchique sur les deux premiers facteurs de l'AFC.

On remarque tout d'abord pour le premier groupe que l'on a d'un côté les mâles pendant la reproduction et de l'autre côté les mâles pendant la période hors rut, et ceci pour toutes les

classes d'âge. Durant le rut, les mâles semblent recevoir essentiellement des comportements agonistiques tels que les *charges* et les *approches*. Durant la période de reproduction les mâles adultes tendent à recevoir plus *d'approches* tandis que les sub-adultes et les daguets sont plus sujets aux *charges*.

Hors période de rut, la palette de comportements reçus est plus diversifiée pour toutes les catégories de mâles. A cette même période en 2004, les mâles adultes et les daguets des deux enclos sont inclus dans le deuxième groupe avec les femelles autour des items « *menaboïs, coupboïs, menacou et tape* ».

Dans les deuxième et troisième groupe on observe un gradient diffus qui semble lié à l'âge des femelles mais également à l'année d'observation. Un glissement des individus statistiques s'effectue en effet principalement de l'item « *menacou* » vers l'item « *mord* », ces deux items contribuant majoritairement à l'axe 2. On observe également que les femelles adultes sont davantage proches de l'item « *menacou* » que les faons qui gravitent majoritairement autour des items « *mord et tamo* ». En 2003, année où les densités de populations sont les plus fortes, les femelles F1 et les faons des deux enclos sont principalement centrés autour de l'item « *mord* ».

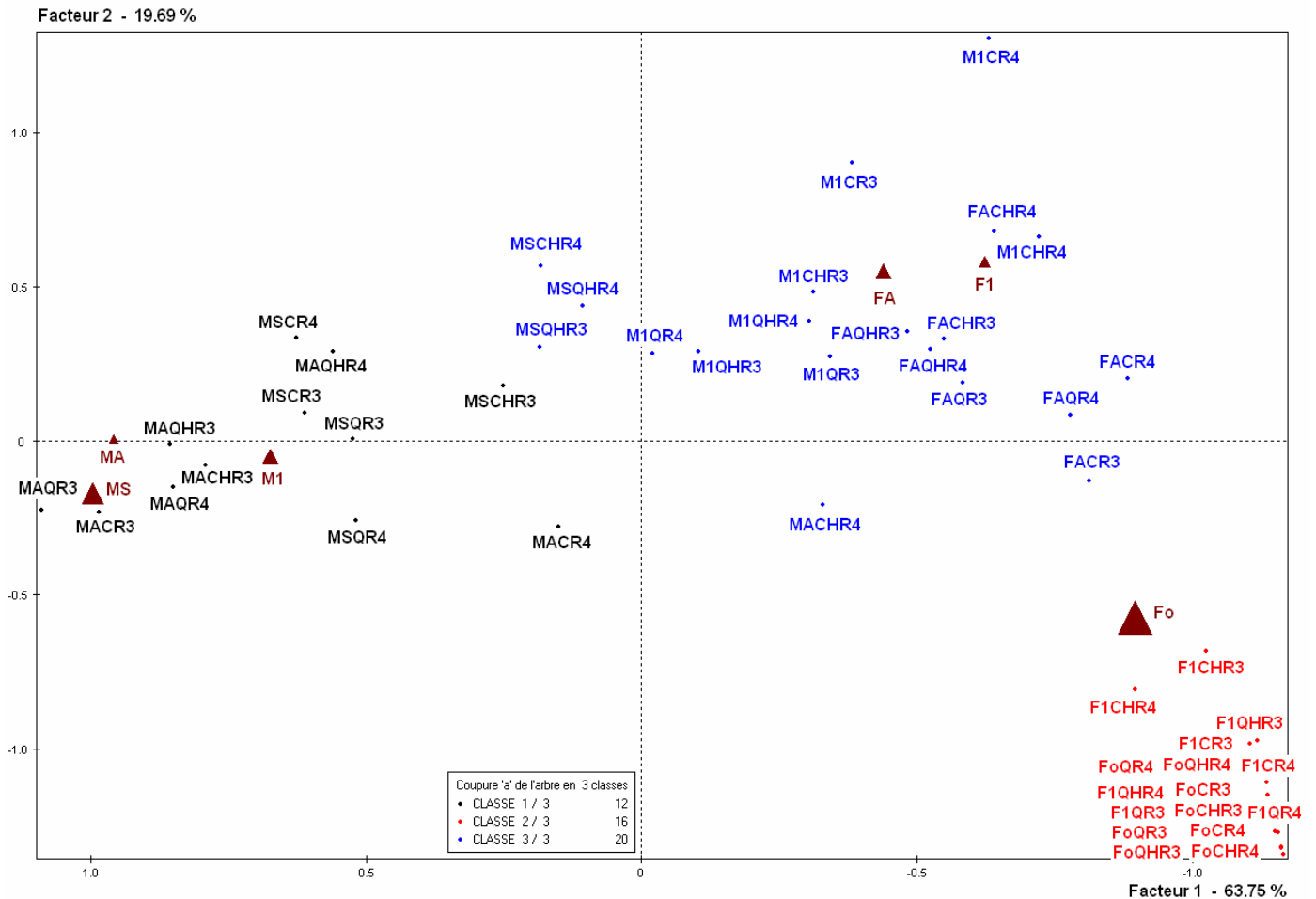
#### **II. 2. 2. 4. Analyse du flux d'interactions agonistiques entre les catégories d'individus**

Un calcul du  $\chi^2$  réalisé sur le tableau de contingence présentant en lignes les différentes catégories d'individus émetteurs selon l'année, l'enclos et la période et en colonnes les catégories d'individus récepteurs indique une forte dissemblance dans la répartition de ces derniers ( $\chi^2=13283,956$  ; ddl=188 ;  $P<0,001$ ).

Les deux premiers factoriels de l'AFC (figure 76) expliquent plus de 83% de l'inertie totale du nuage de points. Le premier facteur, à la contribution de 63,75%, oppose les faons (Fo) aux mâles sub-adultes (MS) et aux daguets (M1). Le deuxième facteur, à la contribution de 19,69%, distingue les femelles adultes (FA) et les bichettes (F1) des faons.

La classification ascendante hiérarchique sur les deux premiers plans factoriels permet d'effectuer une partition en trois groupes. L'A.F.C. révèle trois entités différentes d'individus récepteurs qui sont pour un premier groupe les faons, pour un deuxième les femelles FA puis F1 et pour un troisième majoritairement les mâles MS puis M1. Les mâles adultes ont eux la plus forte contribution (65,15%) sur l'axe 3 qui n'est pas représenté ici.

On observe à nouveau une ségrégation des sexes doublée d'une ségrégation par classe d'âge des catégories d'individus émetteurs. Dans le premier groupe on retrouve quasiment tous les mâles adultes quelle que soit l'année, la période et l'enclos (excepté les MA de Casabianda hors période de rut en 2004) qui adressent donc majoritairement des actes agonistiques vers les autres mâles de toutes catégories. On y trouve également tous les mâles sub-adultes (MS) en période de rut qui interagissent donc entre mâles mais surtout entre eux et vers les daguets. Le gradient continue alors à travers le deuxième groupe qui réunit les mâles sub-adultes hors période de rut, tous les mâles M1 et toutes les femelles adultes quelque soit l'enclos, l'année et la période.



**Figure 76 :** Projection des variables de catégories d'individus récepteurs et des catégories d'individus émetteurs de comportements agonistiques selon l'enclos, l'année (2003 et 2004) et la période (HR et R), sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. Les triangles correspondent aux modalités des six catégories d'individus récepteurs (variable active) et les points correspondent aux modalités de la variable croisant les catégories d'individus, enclos, période et année qui émettent les actes agonistiques. Les couleurs illustrent les différentes classes retenues suite à une classification ascendante hiérarchique sur les deux premiers facteurs de l'AFC

Les sub-adultes agressent plus les femelle FA et F1 hors période de rut que durant le rut. Le facteur enclos intervient pour les daguets, par un gradient qui traduit une proportion moins importante d'actes émis sur les femelles FA et F1 à Quenza qu'à Casabianda au profit d'interactions entre daguets.

Pour les femelles adultes on a un léger gradient en fonction de la période qui traduit une évolution à la hausse des actes agonistiques émis sur les faons en période de rut. Hors période de rut elles interagissent majoritairement entre elles et sur les femelles F1.

Le troisième groupe, très distinct des deux autres groupes sur le plan factoriel, est celui des femelles F1 et des faons qui émettent très majoritairement des actes agressifs sur des faons, et ce quelle que soit la situation.

Une situation particulière ressort de cette AFC et caractérise les mâles adultes de Casabianda en 2004. Ils occupent en effet une position très centrale sur le graphique, traduisant une

proportion non négligeable d'actes agonistiques émis en direction des femelles et surtout des faons notamment hors période de rut. Ce changement pourrait correspondre à une activité agonistique redirigée sur les femelles et les faons, du fait de l'effectif réduit des sub-adultes (deux individus) et surtout des daguets (un seul individu M1).

Le troisième axe de l'AFC (non représenté ici), où les catégories d'individus récepteurs MA et M1 contribuent respectivement à 65,15% et 33,85% de l'axe 3 de chaque côté du zéro, montre que :

- Les mâles sub-adultes émettent des comportements agonistiques sur les mâles adultes surtout hors période de rut notamment pendant la période de refait des bois,
- De même les mâles adultes interagissent plus entre eux hors période de rut que pendant la période de reproduction,
- Les femelles adultes émettent des comportements agonistiques de façon non négligeable sur les mâles M1, surtout hors période de rut
- Les mâles M1 interagissent beaucoup entre eux

En résumé, il existe une très forte différenciation entre mâles et femelles tant dans l'émission que la réception des actes agonistiques.

- Les mâles adultes (MA) oscillent entre deux profils d'émission et de réception d'actes agonistiques selon la période (*charges* et *approches* à distance en période de rut ; *coupbois* et *menabois* à faible distance en période hors rut). Ils interagissent essentiellement avec les autres mâles quels que soient l'année, l'enclos et la période,
- Les mâles sub-adultes (MS) et les daguets (M1) présentent un profil d'émission d'actes agonistiques plus large que les autres catégories. En période hors rut, une partie non négligeable de leur répertoire comportemental est similaire à celui des femelles (*mord*, *menacou*, *tape*, *tamo* et *boxe*), tandis qu'en période de reproduction ils manifestent majoritairement les mêmes comportements que les mâles adultes. Les MS interagissent principalement entre mâles durant les deux périodes tandis que les M1 émettent une majorité d'actes agonistiques vers les femelles, les faons et d'autres M1,
- Les femelles adultes (FA), les bichettes (F1) et les faons (Fo) ont le même répertoire comportemental, quels que soient l'année, l'enclos et la période (*mord*, *menacou*, *tape*, *tamo* et *boxe*). Les femelles adultes interagissent essentiellement avec les femelles et les faons tandis que les bichettes et les faons émettent des actes agonistiques envers les faons.

### ***II. 3. Structure hiérarchique***

Comme nous l'avons vu précédemment les relations de « dominance-subordination » entre mâles et femelles sont très simples, les mâles MS et MA dominant toujours les femelles. Les daguets (M1), sont les seuls mâles à recevoir un taux non négligeable d'actes agonistiques émis par des femelles adultes. Les mâles de plus d'un an (MS et MA) ne sont presque jamais agressés par des femelles et produisent peu de réactions d'évitement à leur égard. A l'inverse la majeure partie des réponses de femelles à des actes agonistiques émis par des mâles de plus d'un an, sont des évitements.

En raison de cette relation entre mâles et femelles nous aborderons la structure hiérarchique au niveau intra-sexe durant toute la période d'observation (avril-décembre) pour les femelles et en distinguant deux périodes pour les mâles (hors rut et rut).

### ***II. 3. 1. Les femelles***

L'analyse des interactions agonistiques entre femelles conduisant à un évitement du partenaire a permis de mettre en évidence la présence d'une hiérarchie marquée telle que le schématise les sociogrammes des figures 77 et 78.

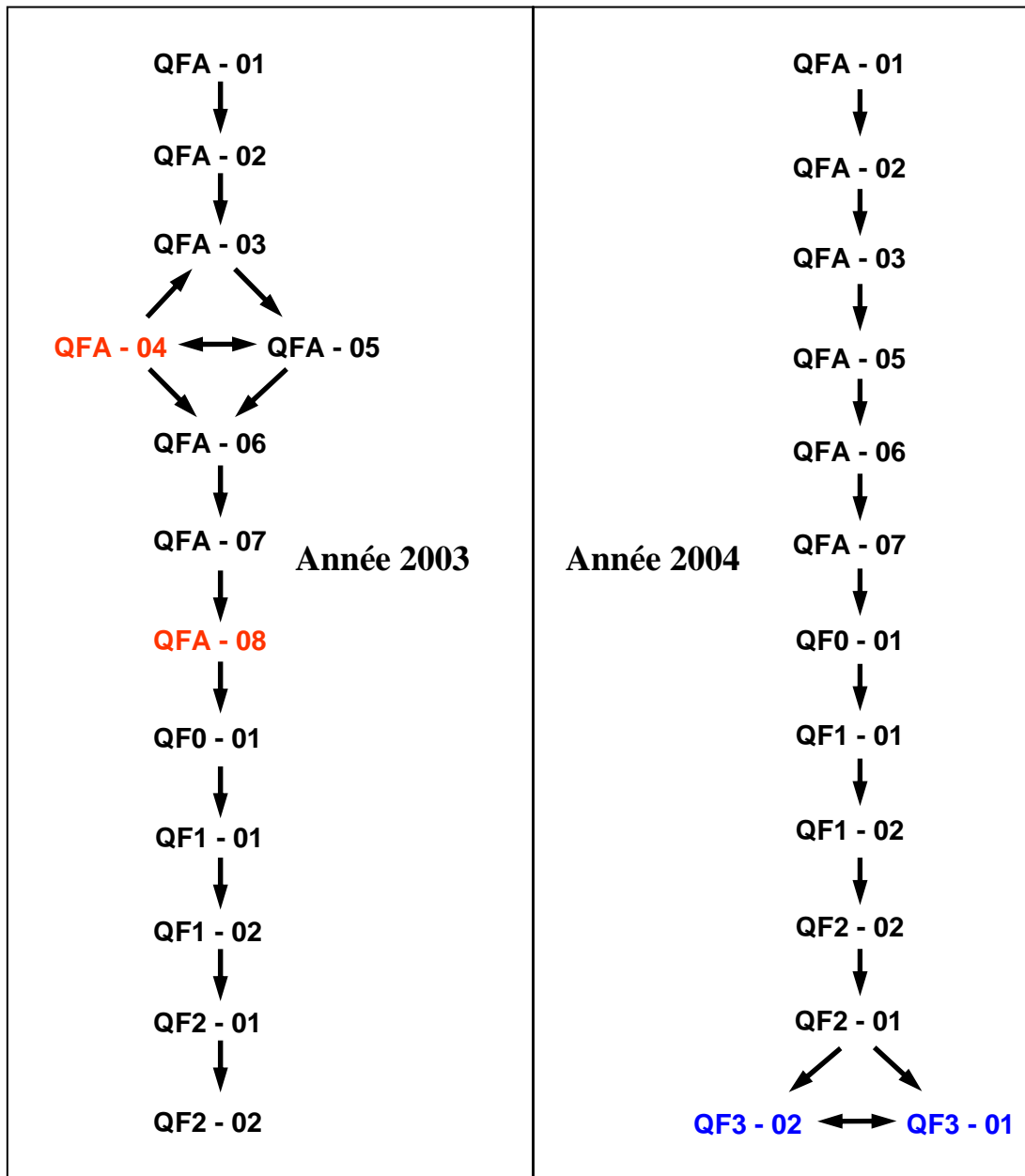
Une relation de dominance dyadique a pu être mise en évidence pour 98% des dyades de femelles en 2003 et 98% en 2004 à Quenza, 83% en 2003 et 98% en 2004 à Casabianda. A Quenza, 97% des conflits entre femelles en 2003 et 96% en 2004 ont été suivis par un évitement. A Casabianda en 2003 comme en 2004, 99% des conflits entre femelles se sont soldés par un évitement d'un des deux protagonistes.

Toutes les structures hiérarchiques définies sont linéaires, comme le démontre le calcul de l'indice de linéarité de Kendall (tableau XVI) qui caractérise à chaque fois une hiérarchie non aléatoire à forte tendance linéaire (pour les quatre hiérarchies,  $K=0,999$  et  $P<0,000$ ). Ces hiérarchies sont également très stables. Une seule inversion de position dans l'arbre hiérarchique a été observée à Quenza, et trois inversions à Casabianda seulement se sont produites entre 2003 et 2004 après le relâcher d'une partie des individus.

**Tableau XVI :** Table des indices de linéarité de Kendall et des probabilités associées caractérisant la structure hiérarchique des femelles de chaque population.

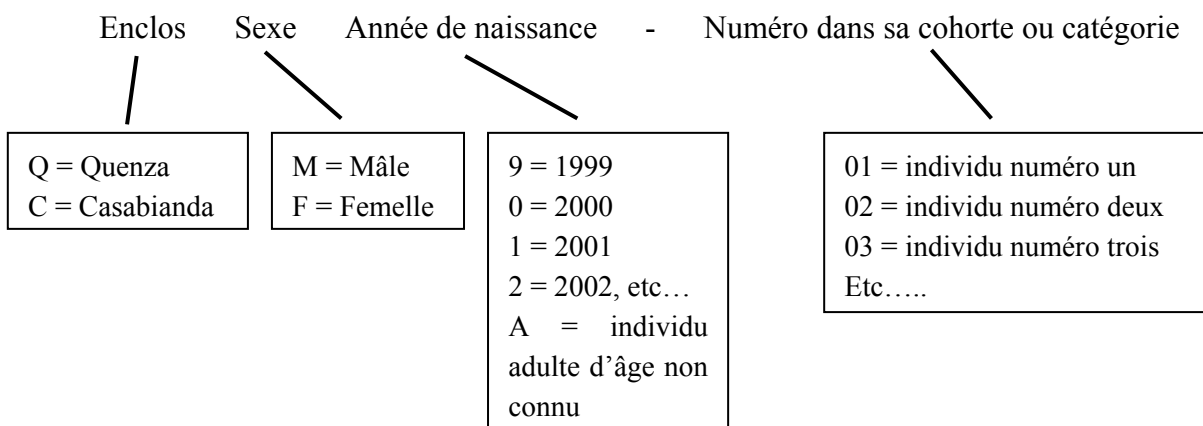
Femelles	Année	Période	Effectif	I. de Kendall	Probabilité
Quenza	2003	Totale	13	0,999	$P<0,000$
	2004	Totale	13	0,999	$P<0,000$
Casabianda	2003	Totale	23	0,999	$P<0,000$
	2004	Totale	17	0,999	$P<0,000$

On peut remarquer en regardant sur les figures la position des individus d'âge connu que l'ordre hiérarchique semble fortement lié à l'âge à Quenza. On a une situation un peu différente à Casabianda sûrement du fait de la très grande variabilité du poids entre les femelles (le poids étant un des facteurs intervenant de manière positive dans les relations de dominance entre individus, (Holand *et al.*, 2004)). Les grandes femelles (de poids élevé) vont généralement engendrer des faons plus gros dont la différence de poids avec les femelles de la même cohorte, pourra s'accroître dans les premières années de croissance. On a ainsi pesé des femelles de Casabianda à l'âge de dix mois qui présentaient un écart de poids de 10kg (40kg pour CF3-02 vs 30kg pour CF3-04). Certaines jeunes femelles dépasseront ainsi rapidement le poids d'autres femelles adultes.

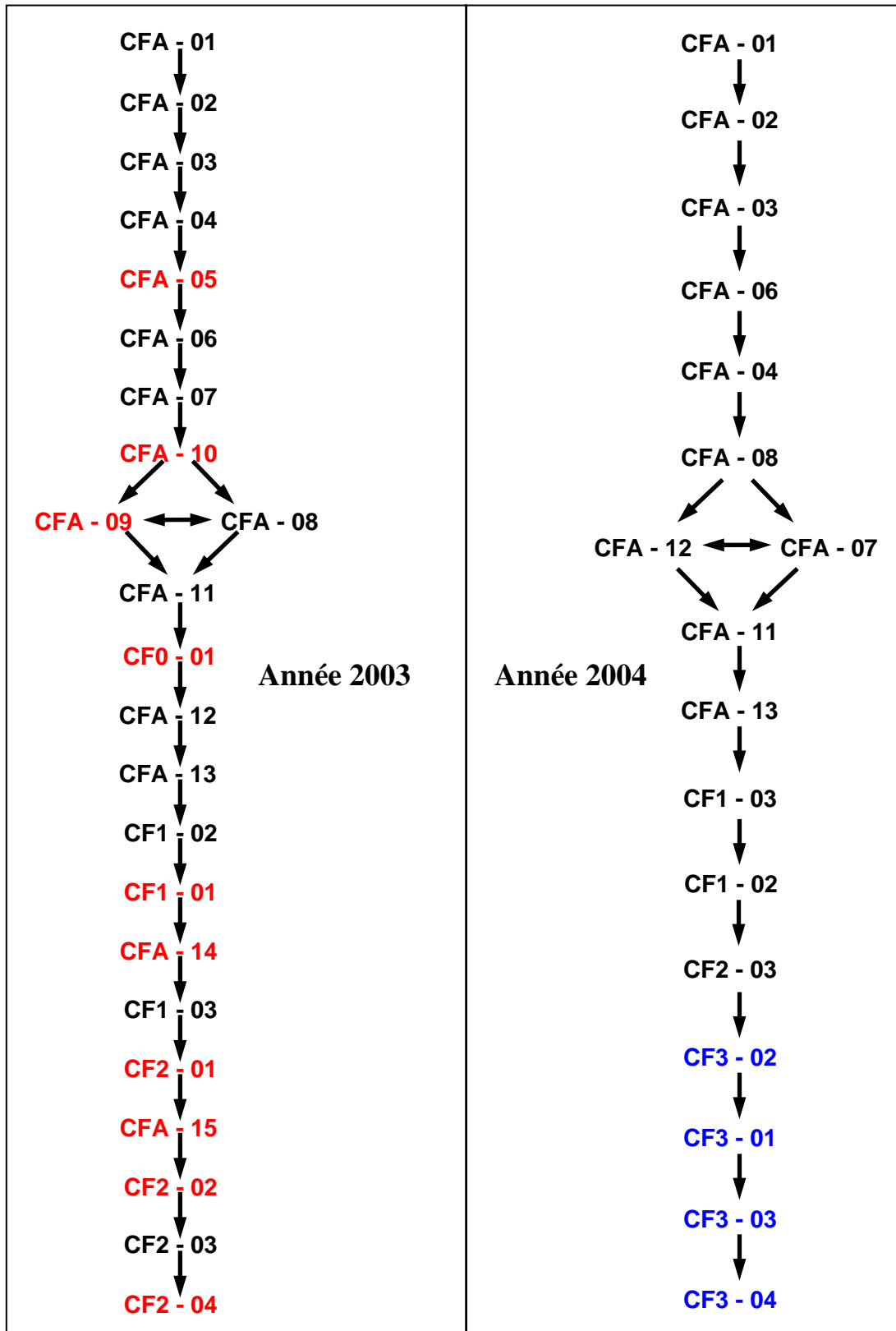


**Figure 77 :** Sociogramme schématisant la hiérarchie chez les femelles de la population de Quenza pour la période d’avril à décembre en 2003 et 2004. Les femelles en rouge en 2003 sont des individus qui ne sont plus présents dans l’enclos en 2004, tandis que les individus en bleu sont des faons nés en 2003 et restés dans l’enclos en 2004 après la restructuration de la population.

Pour rappel, voici le code d’identification des individus :







**Figure 78 :** Sociogramme schématisant la hiérarchie chez les femelles de la population de Casabianda pour la période d’avril à décembre en 2003 et 2004. Les femelles en rouge en 2003 sont des individus qui ne sont plus présents dans l’enclos en 2004, tandis que les individus en bleu sont des faons nés en 2003 et restés dans l’enclos en 2004 après la restructuration de la population.

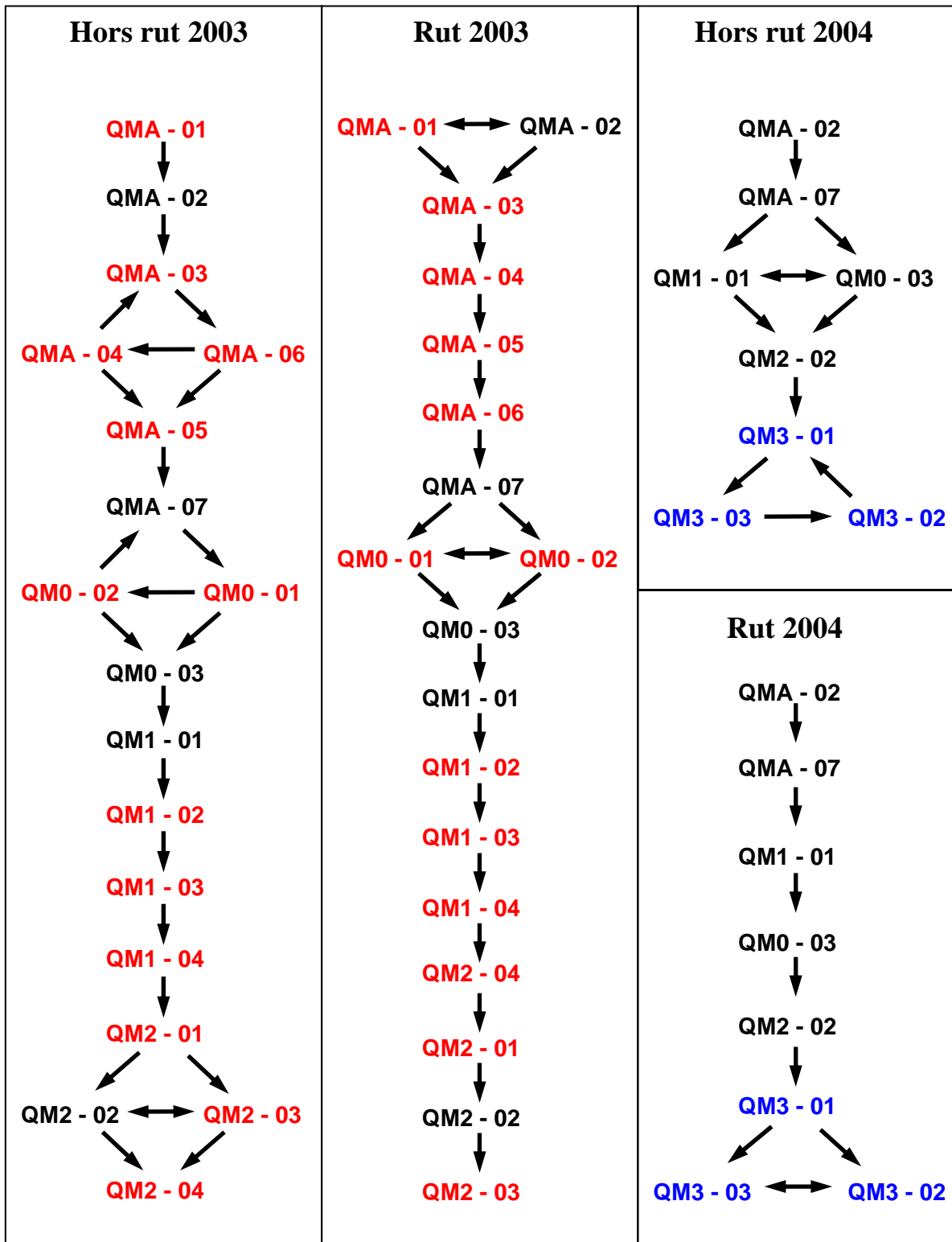
### II. 3. 2. Les mâles

Hors période de rut, une relation de dominance a été établie pour 98% des dyades de mâles en 2003 et 96% en 2004 à Quenza, 100% en 2003 et 2004 à Casabianda. Pendant la période de rut ce sont 91% des dyades de mâles en 2003 et 96% en 2004 à Quenza et 100% en 2003 et 2004 à Casabianda dont la relation de dominance a pu être déterminée. Ces pourcentages sont similaires à ceux trouvés pour les femelles, excepté en 2003 à Casabianda lorsque les femelles étaient au nombre de 23 individus ce qui est sans doute à l'origine d'un plus faible taux de détermination de dominance intra-dyade. De même le pourcentage de conflits résolus est très élevé et similaire entre les deux périodes pour chaque année, il s'élève à 99% dans les deux enclos. Tout comme chez les femelles, une hiérarchie non aléatoire existe entre les mâles, l'indice de Kendall indiquant une forte linéarité pour chaque période de chaque année dans les deux enclos (tableau XVII).

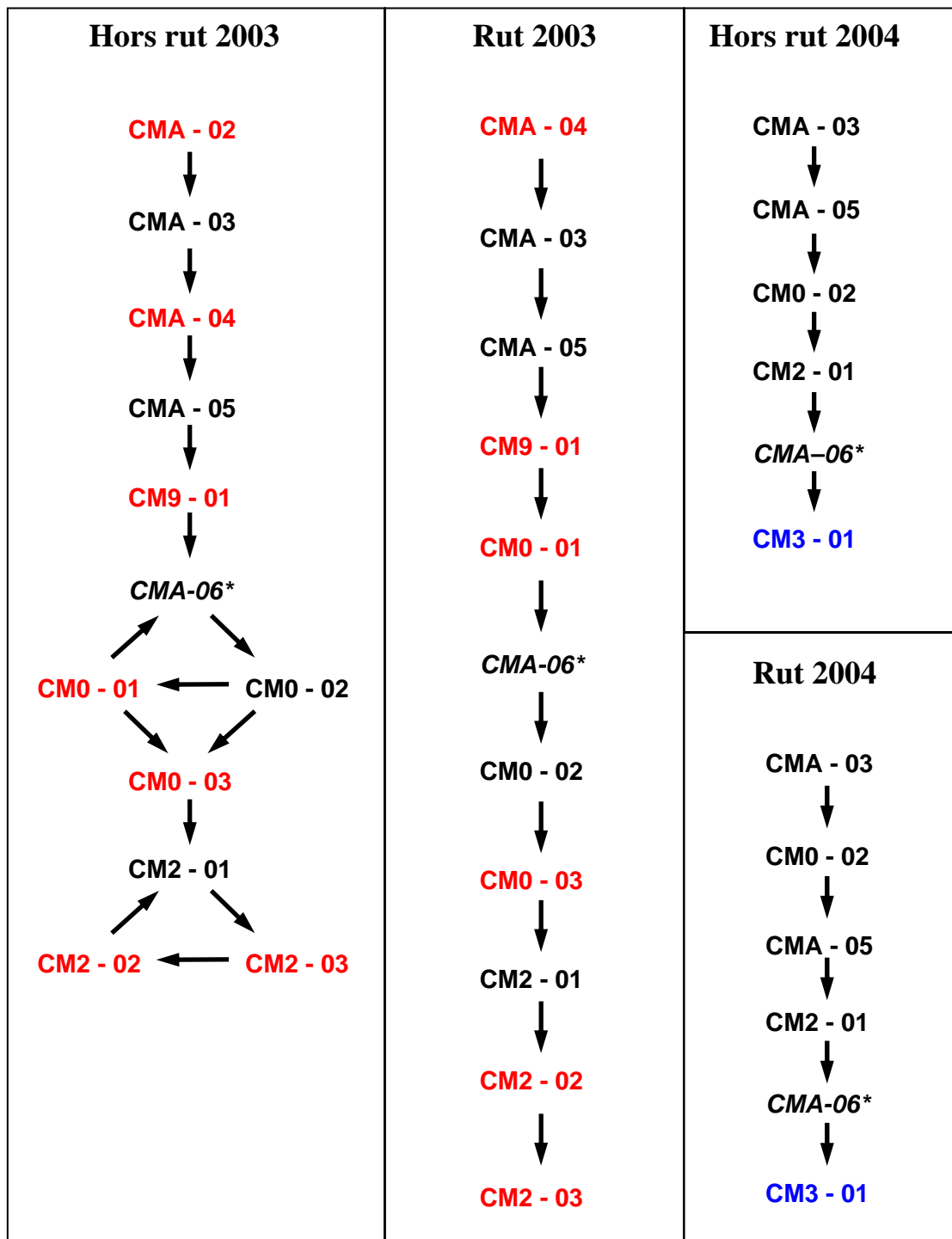
**Tableau XVII :** Table des indices de linéarité de Kendall et des probabilités associées caractérisant la structure hiérarchique des mâles de chaque population.

Enclos	Année	Période	Effectif	I. de Kendall	Probabilité
Quenza	2003	Hors rut	18	0,985	P<0,000
		Rut	18	0,958	P<0,000
	2004	Hors rut	8	0,938	P<0,006
		Rut	8	0,988	P<0,006
Casabianda	2003	Hors rut	12	0,958	P<0,000
		Rut	11	0,971	P<0,000
	2004	Hors rut	6	1	P=0,022
		Rut	6	1	P=0,022

Les figures 79 et 80 présentent les sociogrammes issus de l'étude des relations dyadiques et montrent une relative stabilité des hiérarchies entre les périodes et entre les années. Les relations triadiques hors période de rut disparaissent pendant la période de reproduction. L'âge semble un facteur très structurant de la hiérarchie, comme le montre le positionnement sur l'arbre hiérarchique des mâles d'âge connu. Deux exceptions notables : le mâle CMA-06 à Casabianda qui est un très vieux mâle diminué physiquement, et le mâle CMA-05 qui durant le rut en 2004 présentait des fourbures importantes aux quatre sabots l'affectaient fortement dans ses moindres déplacements.



**Figure 79 :** Sociogramme schématisant la hiérarchie chez les mâles de la population de Quenza pour les deux périodes « hors rut et rut » en 2003 et 2004. Les mâles en rouge en 2003 sont des individus qui ne sont plus présents dans l’enclos en 2004, tandis que les individus en bleu sont des faons nés en 2003 et restés dans l’enclos en 2004 après la restructuration de la population.



**Figure 80 :** Sociogramme schématisant la hiérarchie chez les mâles de la population de Casabianda pour les deux périodes « hors rut et rut » en 2003 et 2004. Les mâles en rouge en 2003 sont des individus qui ne sont plus présents dans l'enclos en 2004, tandis que les individus en bleu sont des faons nés en 2003 et restés dans l'enclos en 2004 après la restructuration de la population. CMA-06\* est un très vieux mâle diminué physiquement.

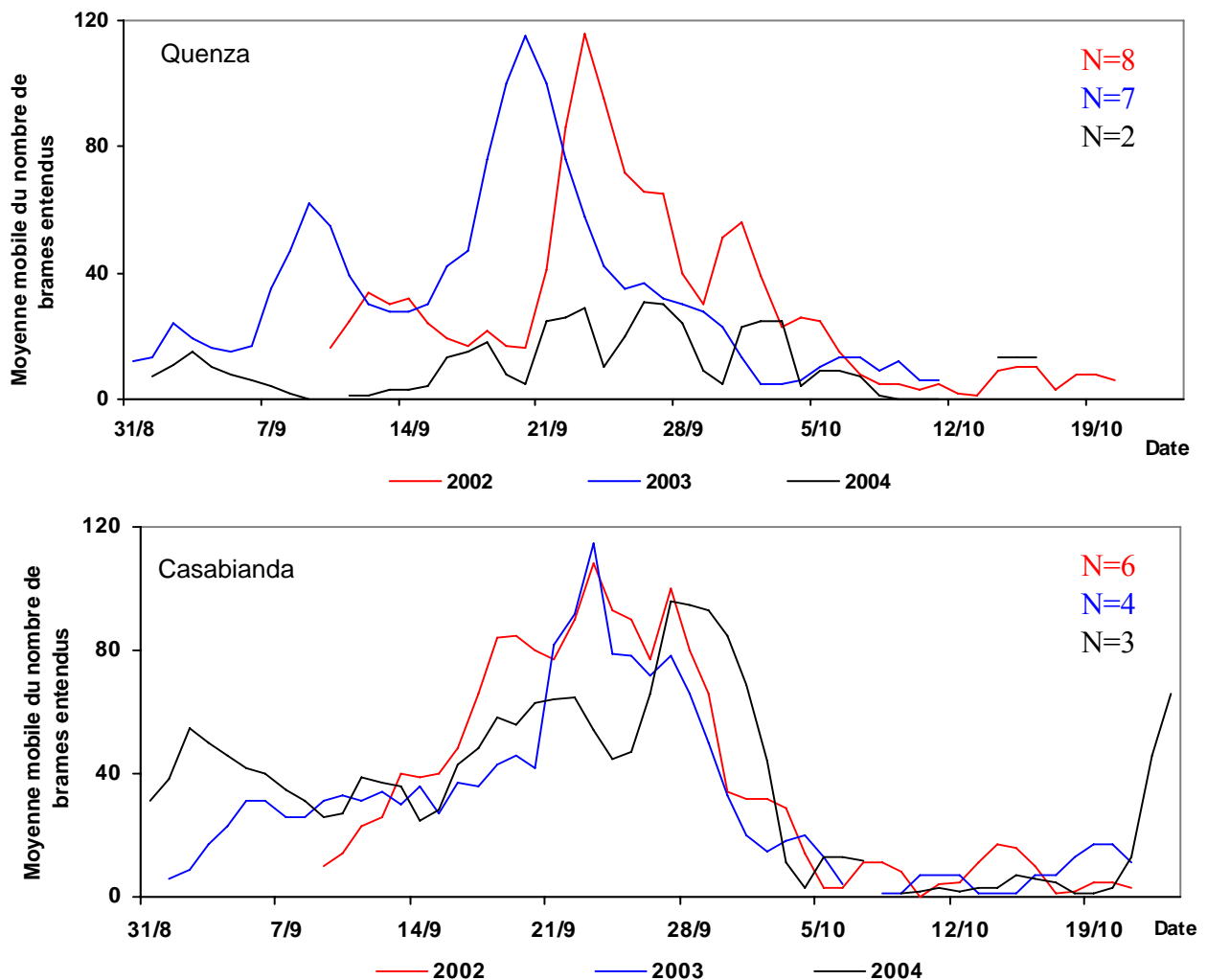
En résumé, la hiérarchie présente une structure fortement linéaire pour les mâles et les femelles des deux enclos. Elle semble fortement liée à l'âge au moins en ce qui concerne les individus d'âge connu.

## II. 4. Comportement reproducteur

L'ensemble des résultats des tests statistiques effectués est présenté en annexe 13.

### II. 4. 1. Activité de brame par enclos

Dans les deux enclos, la période de reproduction commence à la fin du mois d'août ou au début du mois de septembre et se termine durant la deuxième quinzaine d'octobre (figure 17). La période de plus forte activité de brame se situe pendant la deuxième quinzaine de septembre et ceci quels que soient l'année et l'enclos (figure 81).



**Figure 81 :** Caractérisation de l'activité totale de brame des mâles de la population de Quenza et de Casabianda durant les périodes de reproduction de 2002, 2003 et 2004. La moyenne glissante (ou moyenne mobile) a été calculée sur une période de trois jours (j-1, j et j+1). N indique le nombre de mâles adultes présents dans l'enclos chaque année (en fonction de la couleur).

Il y a quels que soient l'année et l'enclos une augmentation plus ou moins progressive de l'émission des vocalisations au début du rut, puis un pic durant la deuxième quinzaine de

septembre, suivi début octobre par une chute rapide de l'activité de brame. Dans les deux enclos il y a une activité de brame résiduelle durant le mois d'octobre, liée très certainement au retour en œstrus de quelques femelles.

Les courbes d'activité de brame de 2002 et 2003 à Quenza sont assez semblables et présentent seulement un décalage de quelques jours. Par contre en 2004 à Quenza, L'allure de la courbe est similaire mais à un niveau beaucoup plus bas que toutes les autres. Cette année-là, la moyenne du nombre de brames par observation était de 12,4 alors qu'elle a varié de 30,3 à 38,8 brames par observation durant les cinq autres périodes de reproduction (tableau XVIII). A Casabianda, pour les trois années les courbes sont assez semblables entre elles, avec un décalage de quelques jours en 2004. Chaque année le pic d'activité s'étale sur une période un peu plus importante qu'à Quenza.

**Tableau XVIII :** Structure et densité des populations des enclos de Quenza et de Casabianda en début de période de reproduction en 2002, 2003 et 2004 et nombre moyen de brames entendus par session d'observation.

	Année	Effectif d'individus			Sexe ratio		Densité de FA+F1	Densité de MA	Densité de MA+MS	Brames
		FA+F1	MA	MS	$\frac{FA+F1}{MA}$	$\frac{FA+F1}{MA+MS}$				
Quenza	2002	11	8	4	1,38	0,92	1,02	0,74	1,11	<b>30,3</b>
	2003	13	7	7	1,86	0,93	1,20	0,65	1,30	<b>34,3</b>
	2004	13	2	3	6,50	2,60	1,20	0,19	0,46	<b>12,4</b>
Casabianda	2002	19	6	5	3,17	1,73	1,02	0,32	0,59	<b>38,8</b>
	2003	21	4	4	5,25	2,63	1,13	0,22	0,43	<b>31,2</b>
	2004	17	3	2	5,67	3,40	0,91	0,16	0,27	<b>35,7</b>

Les structures de population étant très différentes entre les années et les enclos, nous avons essayé de relier l'activité de brame à ce paramètre. Dans chaque enclos la densité de femelles a peu varié au cours des années (valeurs extrêmes 0,91 et 1,20). Par contre la densité de mâles a varié entre les années au sein des enclos. A Quenza, la densité des mâles adultes forte en 2002 et 2003 (0,74 et 0,65) a chuté en 2004 (0,19) impliquant un fort changement de la sex ratio (de 1,86 à 6,50 pour FA+F1 par rapport à MA). A Casabianda la densité des mâles adultes a diminué progressivement entre 2002 et 2004 (de 0,32 à 0,16), la sex-ratio augmentant tout de même fortement entre 2002 et 2003 (de 3,17 à 5,25 pour FA+F1 par rapport à MA) par l'effet conjugué de la réduction du nombre de mâles adultes et de l'augmentation du nombre de femelles (sex-ratio en faveur des femelles à la naissance).

Si l'on met en perspectives ces changements de structure de population et le nombre moyen de brame entendus par séance d'observation, on ne constate aucune relation directe entre les deux paramètres. Quels que soient l'enclos et la structure, le nombre moyen de brame par séance d'observation demeure relativement stable, oscillant entre 30,3 et 38,8, à l'exception de Quenza en 2004 où ce nombre chute à 12,4. L'hypothèse d'une relation entre la baisse de l'activité de brame et la réduction du nombre de mâles bramant observée à Quenza n'est pas confirmée à Casabianda, où la diminution du nombre de mâles ne se traduit pas par une diminution de l'activité de brame.

La sélection selon la méthode de l'A.I.C. d'un modèle linéaire généralisé appliqué aux différents effets année, enclos, effectif de FA+F1, MS et MA retient le modèle faisant uniquement intervenir une interaction année et enclos ( $F_{2,261}=227,65$  ;  $P << 0,001$ ), le facteur structure n'étant pas relié à l'activité de brame (tableau XIX).

**Tableau XIX :** Table des différentes fonctions utilisées pour tester la relation entre l'activité de brame et la structure de la population dans les deux enclos pour les périodes de reproduction de 2002, 2003 et 2004. L'enclos « Quenza » et l'année « 2002 » sont pris comme référence :  $b^{\text{enclos=Casa}}$  est un coefficient non nul si et seulement si l'enclos est Casabianda, et  $e^{\text{an=2003}}$  est un coefficient non nul si et seulement si l'année est 2003.

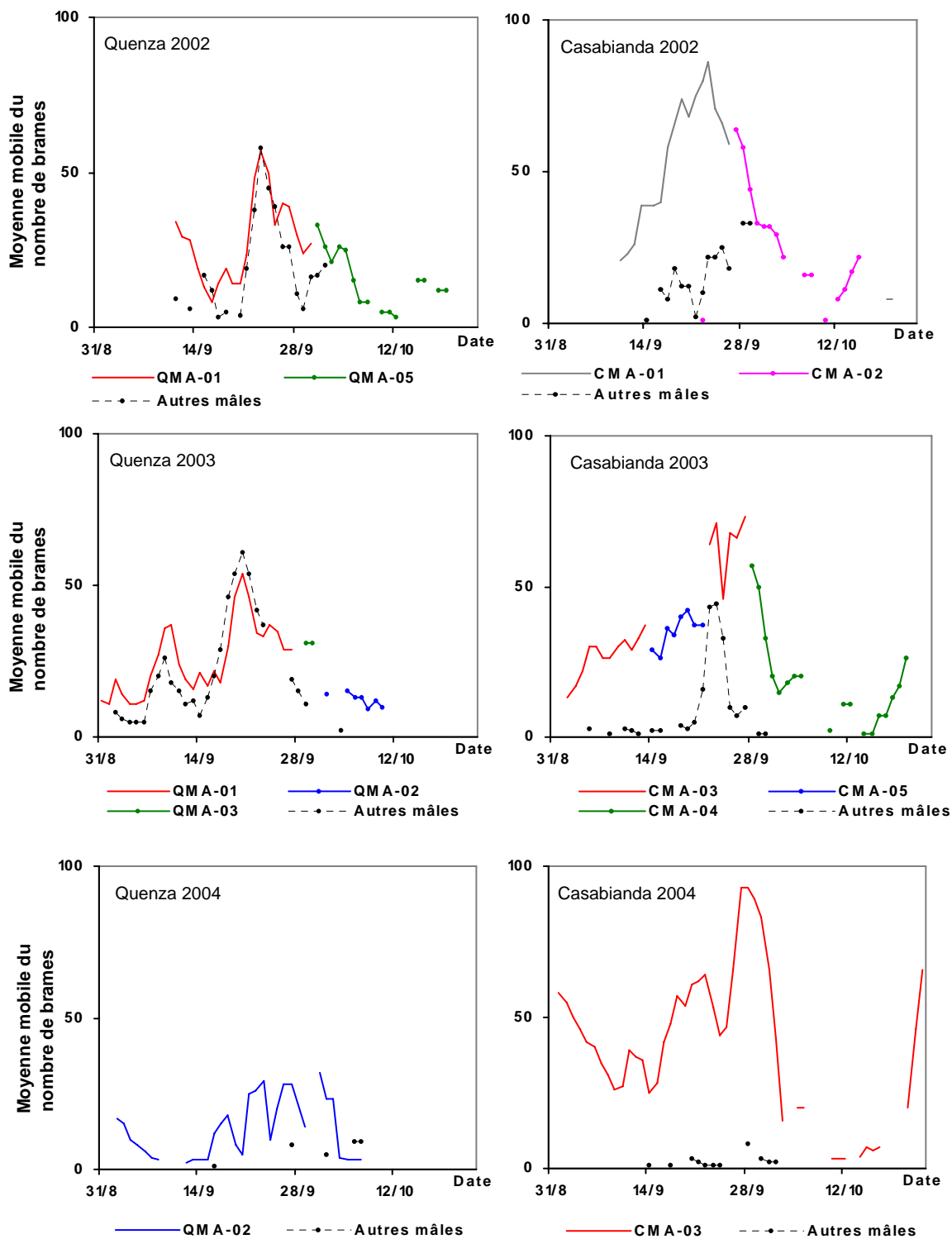
glm	Fonction utilisée	df	A.I.C.
<b>glm1</b>	<b><math>\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + e^{\text{an=2003}} + f^{\text{an=2004}} + g^{\text{enclos=Casa,an=2003}} + h^{\text{enclos=Casa,an=2004}}</math></b>	<b>6</b>	<b>8848 *</b>
glm2	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{MA}) + d.\text{Log}(N_{FA}) + e.\text{Log}(N_{MS})$	5	8878
glm3	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{MA}) + d.\text{Log}(N_{FA})$	4	8937
glm4	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{MA}) + d.\text{Log}(N_{MS})$	4	8996
glm5	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{FA}) + d.\text{Log}(N_{MS})$	4	8988
glm6	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{MA})$	3	9022
glm7	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{FA})$	3	9473
glm8	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{MS})$	3	9429
glm9	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{MA}+N_{FA}) + d.\text{Log}(N_{MS})$	4	9140
glm9bis	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{MA}+N_{FA})$	3	9229
glm10	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{MA}+N_{MS}) + d.\text{Log}(N_{FA})$	4	8897
glm10bis	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{MA}+N_{MS})$	3	9238
glm11	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{FA}+N_{MS}) + d.\text{Log}(N_{MA})$	4	9001
glm11bis	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{FA}+N_{MS})$	3	9439
glm12	$\text{Log}(\lambda) = a + b^{\text{enclos=Casa}} + c.\text{Log}(N_{MA}+N_{FA}+N_{MS})$	3	9279

#### II. 4. 1. 1. *Activité de brame des mâles dominants*

L'activité de brame n'étant pas liée à la structure des populations, nous avons recherché si les caractéristiques individuelles des mâles influencent sur l'activité de brame. A Quenza, nous avons identifié 76%, puis 89% et 100% des brames émis en 2002, 2003 et 2004. L'attribution d'un brame à un mâle particulier à Casabianda était de 88%, puis 93% et enfin 99% en 2002, 2003 et 2004.

Nous avons représenté graphiquement jour après jour l'activité de brame du mâle dominant du jour et celle de la totalité des autres mâles ce même jour (figure 82).

Une première comparaison entre les deux enclos fait apparaître des niveaux de brame très différents entre les mâles dominants. Deux individus de Casabianda se distinguent notamment par une très forte activité de brame (CMA-01 et CMA-03), contrairement au mâle QMA-02 à Quenza caractérisé par une activité de brame beaucoup plus faible.



**Figure 82 :** Activité de brame des mâles à Quenza et à Casabianda en 2002, 2003 et 2004. Les mâles identifiés et représentés sont ceux qui ont été dominants pendant plusieurs jours durant le rut. L'activité de brame en pointillés noirs est la résultante de tous les brames des autres mâles de l'enclos (non dominants). Une même couleur (suivi vertical) a été reprise lorsqu'un même mâle était dominant plusieurs années. La moyenne mobile a été calculée sur une période de trois jours (j-1, j et j+1).



A Quenza et à Casabianda en 2002 et 2003, différents mâles dominants se sont succédés à la place d'alimentation (deux en 2002 et trois en 2003 dans chaque enclos). En 2004, un seul mâle était dominant dans chacun des deux enclos pendant toute la période de reproduction, du fait notamment du faible effectif de mâles adultes dans chaque enclos. Les autres mâles étaient de plus très âgés ou affaibli pour l'un d'entre eux à Casabianda (problèmes de fourbure aux sabots). Les mâles dominants qui se sont succédés durant une même période de reproduction, ont généralement assuré une seule phase continue de dominance au cours d'un même rut. On note une seule exception à Casabianda en 2003 où le mâle CMA-03, après une période d'absence succédant à une phase de dominance, retrouve le statut de dominant à la place d'alimentation en milieu de rut.

Deux mâles ont été dominants au cours de deux ruts successifs à Quenza (QMA-01 en 2002 et 2003 et QMA-02 en 2003 et 2004) et un seul mâle à Casabianda (CMA-03 en 2003 et 2004). Le mâle QMA-01 présent en 2002 et 2003 à Quenza, a assuré une bonne partie du rut sur des périodes continues et l'on peut observer une allure de courbe et un niveau de brame très similaire entre ces deux années.

Il est par contre plus délicat d'effectuer une comparaison pour les mâles QMA-02 et CMA-03 car ils n'ont pas été dominants en 2003 sur une période suffisamment longue et continue par rapport à l'année 2004. Bien que durant une même période de reproduction il y ait une influence du moment (début, milieu et fin de brame) sur l'activité de vocalisations, on remarque qu'en 2004, avec une structure de population très proche et un seul mâle dominant ; le mâle CMA-03 à Casabianda brame bien plus que le mâle QMA-02 à Quenza.

Nous avons testé l'effet individu sur l'activité de brame par enclos et par année en tenant compte d'un effectif de brame émis par rapport à un temps de présence de l'individu émetteur. Une sélection par la valeur de l'A.I.C. du modèle linéaire généralisé met en avant le modèle additif avec effet individuel. De plus un test F comparant les deux modèles linéaires, avec interaction (année\*enclos), différant par l'inclusion de la variable individu révèle un effet très significatif de l'effet individu ( $F_{6,241}=85,39$  ;  $P << 0,001$ ) sur l'activité de brame.

On peut noter également sur les graphiques des années 2002 et 2003 que l'activité totale des autres mâles diffère fortement entre les deux enclos. A Quenza, les autres mâles font écho au mâle dominant avec une même intensité. A Casabianda, les mâles dominants brament toujours nettement plus que tous les autres.

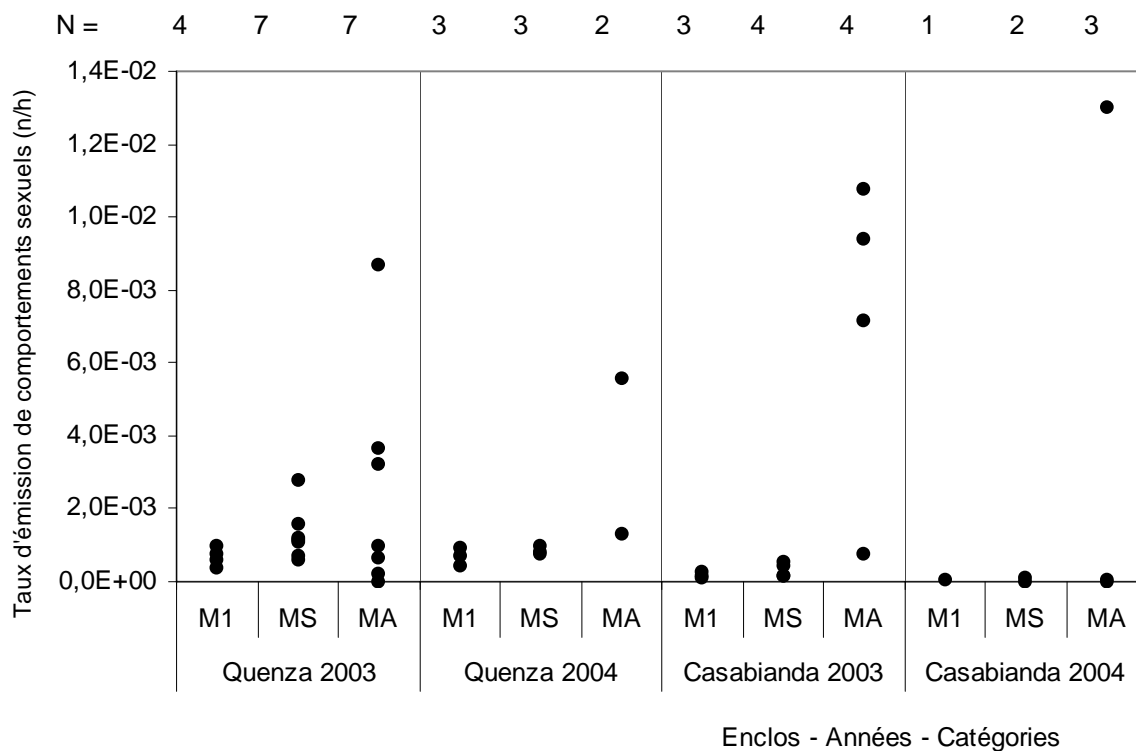
En résumé, le profil de l'activité totale de brame au cours du temps est assez similaire dans les deux enclos, débutant à la fin du mois d'août ou début du mois de septembre, pour atteindre un pic d'émission durant la deuxième quinzaine du mois de septembre. Le taux d'émission des vocalisations ne semble pas être lié à une quelconque structure de la population dans les deux enclos. Nous avons par contre établi que l'activité de brame était une caractéristique individuelle propre à chaque mâle dominant.

## II. 4. 2. Comportements sexuels

### II. 4. 2. 1. Taux d'émission des comportements sexuels des mâles

De manière générale, nous avons observé pour les deux enclos (Quenza et Casabianda) et pour les deux années (2003 et 2004) une prédominance de la catégorie des mâles adultes dans l'émission de comportements sexuels (figure 83). Les mâles sub-adultes (MS) émettent moins de comportements sexuels que les mâles adultes (MA), mais légèrement plus que les daguets (M1). Ce sont les mâles adultes qui présentent la plus forte variation interindividuelle de l'activité sexuelle, certains mâles étant caractérisés par un taux d'émission comparable à celui des MS et des M1. La variabilité interindividuelle est beaucoup moins forte, voire à peine perceptible à cette échelle, chez les sub-adultes et les daguets, excepté à Quenza en 2003 pour la catégorie des sub-adultes qui comptait 7 individus. Il se dégage également une situation particulière à Casabianda en 2004, où un seul et unique mâle adulte émet la quasi-totalité des comportements sexuels observés.

Le modèle linéaire généralisé mixte appliqué à l'ensemble des données relève deux interactions catégorie\*enclos et catégorie\*année ( $F_{2,1228}=6,84$  ;  $P=0,001$  et  $F_{2,1228}=3,64$  ;  $P=0,026$ ).

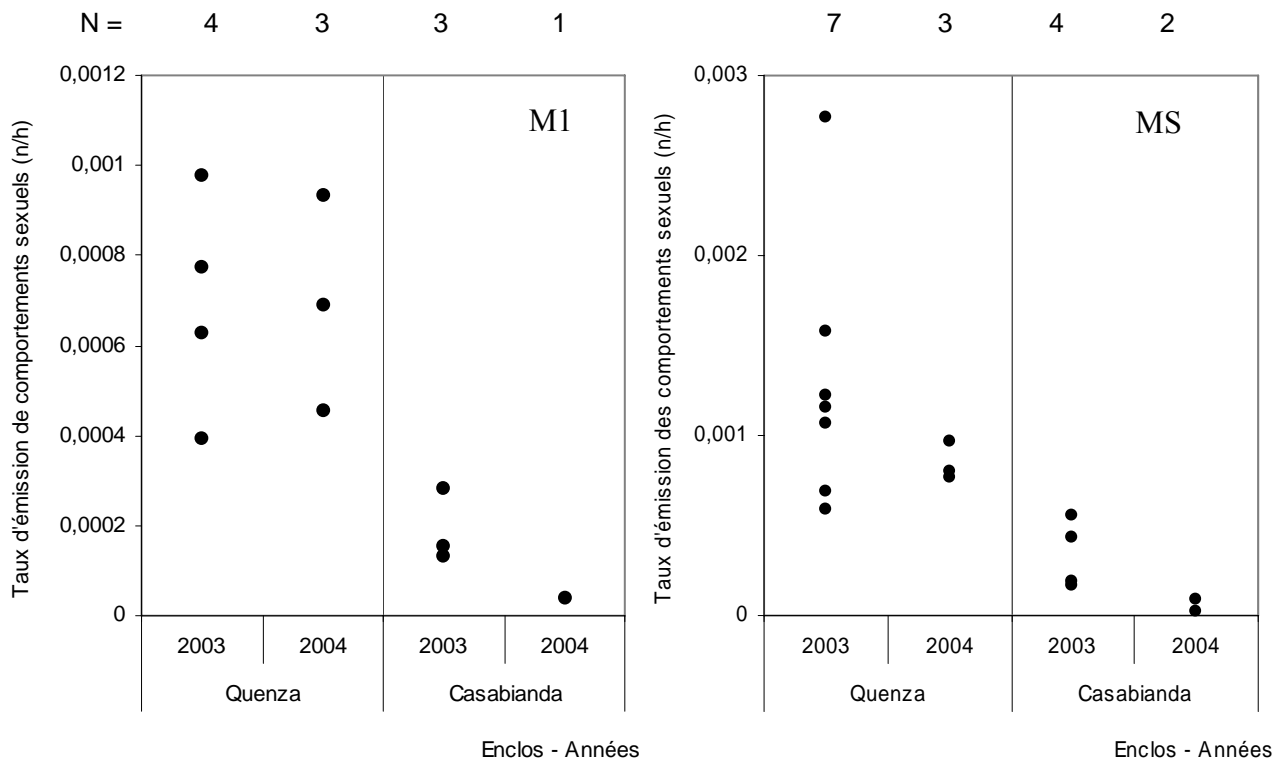


**Figure 83 :** Taux de comportements sexuels émis (nombre / heure) par les mâles classés en trois catégories (M1, MS et MA) des populations de Quenza et de Casabianda, en période de rut, au cours des années 2003 et 2004. N est le nombre d'individus composant chaque classe d'âge.

#### √ Daguets M1

Dans la catégorie des jeunes mâles M1, on passe de 4 à 3 individus à Quenza et de 3 à 1 seul individu à Casabianda entre 2003 et 2004. Les daguets M1 émettent très peu de comportements sexuels, mais on constate une différence de leur taux d'émission entre les

deux enclos, et ce pour les deux années. Les daguets interagissent plus avec les femelles en période de rut à Quenza qu'à Casabianda ( $F_{1,9}=20,16$  ;  $P=0,001$ ) et présentent une variabilité interindividuelle plus importante, bien que comparée aux autres mâles, elle reste relativement faible (figure 84). On n'observe pas de différence particulière entre 2003 et 2004 à l'enclos de Quenza, mais par contre on observe une baisse du taux d'émission à Casabianda (il n'y a cependant qu'un seul daguet en 2004).



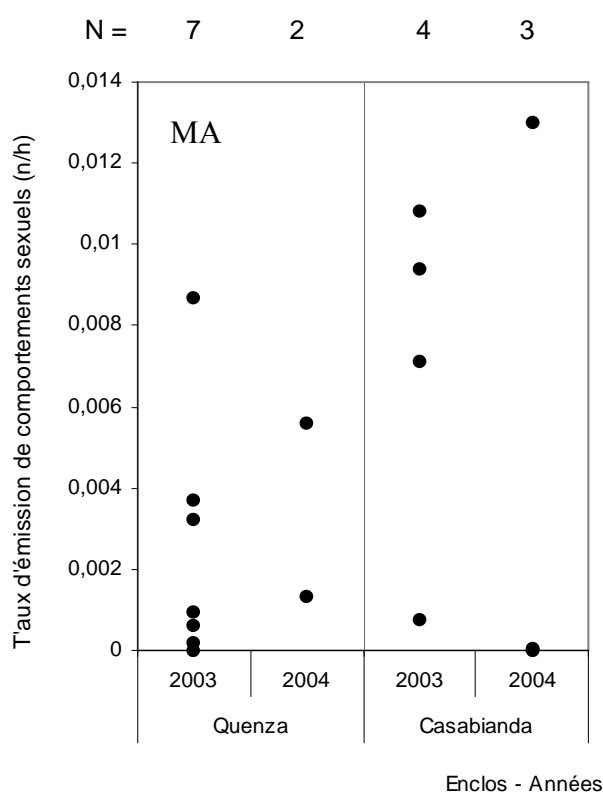
**Figure 84 :** Graphique comparatif des taux d'émissions de comportements sexuels caractéristiques de la catégorie jeune mâle M1 (à gauche) et mâle sub-adulte MS (à droite) des populations de Quenza et de Casabianda durant le rut en 2003 et en 2004. N est le nombre d'individus composant chaque classe d'âge.

#### √ Mâles sub-adultes MS

Chez les mâles sub-adultes MS, il ne reste en 2004 que 3 individus sur 7 à Quenza et 2 individus sur 4 à Casabianda. Pour les sub-adultes, deux situations extrêmes s'opposent, Quenza en 2003 et Casabianda en 2004 (figure 84). Dans le premier cas à Quenza, les 7 mâles sub-adultes présentent un taux non négligeable de comportements sexuels émis avec la plus forte variabilité interindividuelle caractérisant cette catégorie. Dans le second cas à Casabianda, les deux sub-adultes présents n'émettent que très peu de comportements sexuels. Comme nous l'avons vu précédemment pour les mâles M1, les sub-adultes MS interagissent plus avec les femelles en période de rut à Quenza qu'à Casabianda ( $F_{1,11}=12,94$  ;  $P=0,004$ ). Dans les deux enclos est observée une baisse du taux d'émission de comportements sexuels entre 2003 et 2004. Le modèle généralisé linéaire mixte relève un effet significatif de l'enclos sur les taux d'émission de comportements sexuels des mâles MS.

### √ Mâles adultes MA

L'effectif des grands mâles MA a été réduit dans les deux enclos entre les deux années, fortement à Quenza passant de 7 à 2 individus et plus modérément à Casabianda (de 4 à 3 individus, un grand mâle décédant peu avant le rut en 2003). Les mâles adultes présentent les plus fortes valeurs de taux de comportements sexuels, mais également la plus forte variation interindividuelle. En effet, les mâles qui sont dominants pendant le rut monopolisent les femelles à la place d'alimentation et ne cessent d'interagir avec elles, tandis que les mâles dominés sont écartés et ne peuvent que très peu ou pas du tout émettre de comportements sexuels vers les femelles (figure 85). On retrouve pour l'année 2003 dans les deux enclos, les trois mâles dominants qui se sont succédés pendant le rut, et qui sont ici caractérisés par les trois plus forts taux d'émission de comportements sexuels. Il en est de même pour l'année 2004 dans les deux enclos, un seul mâle dominant pendant la totalité du rut présentant ici un fort taux d'émission par rapport aux autres. Ainsi, dans la situation d'une structure de



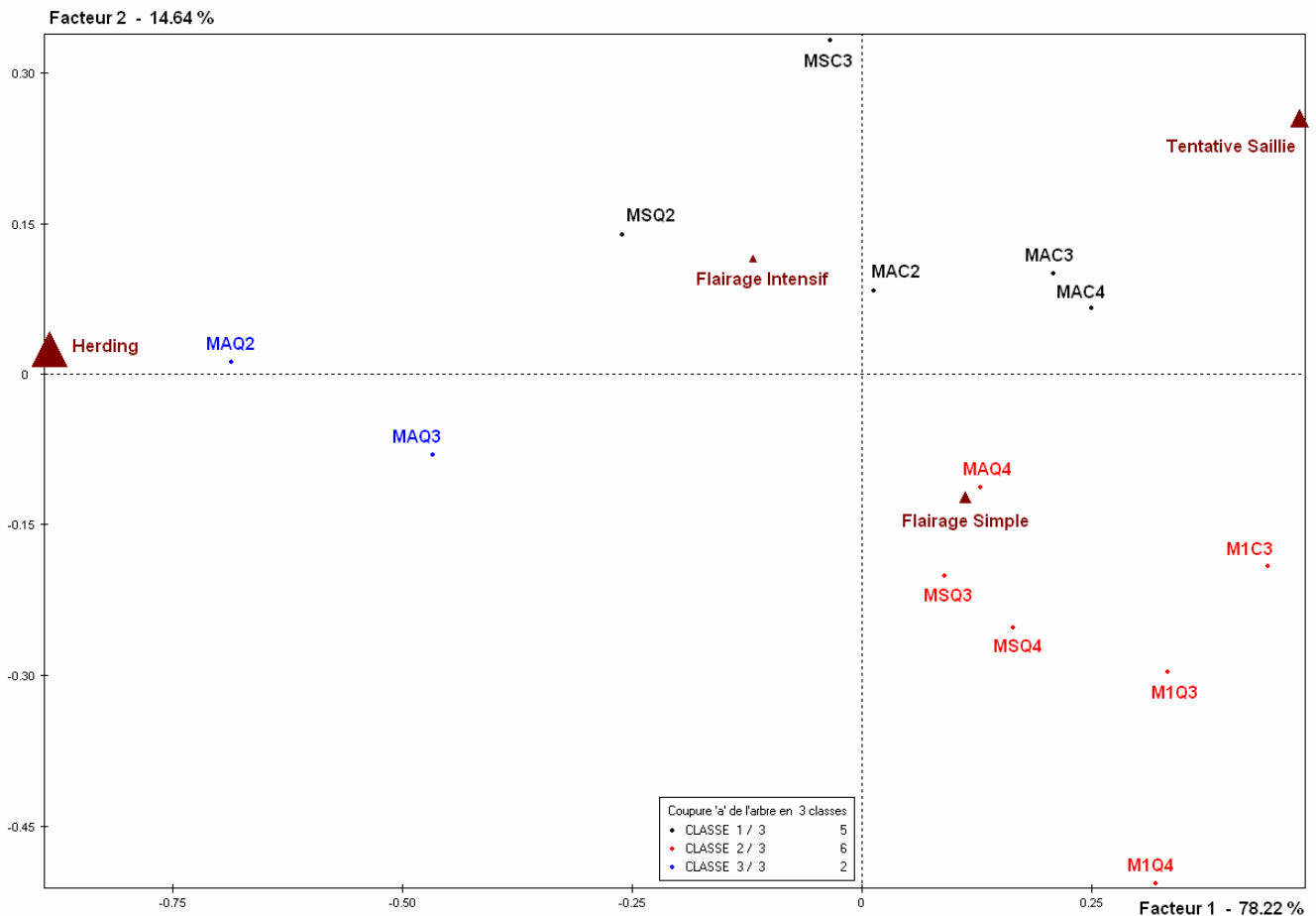
population très proche dans les deux enclos en 2004, on observe des taux d'émission de comportements sexuels très différents pour les mâles adultes. A Quenza le mâle dominant interagit modérément avec les femelles et le dominé émet peu de comportements sexuels. A Casabianda, le dominant interagit très fortement avec les femelles tandis que les deux autres mâles adultes dominés n'ont pas du tout accès aux femelles. Le modèle linéaire généralisé mixte de dénote pas d'effets significatif ni du facteur enclos ni du facteur année.

**Figure 85 :** Graphique comparatif des taux d'émissions de comportements sexuels caractéristiques de la catégorie mâle adulte MA des populations de Quenza et de Casabianda durant le rut en 2003 (R2003) et en 2004 (R2004). N est le nombre d'individus composant chaque classe d'âge.

En résumé, le taux de comportements sexuels émis est très différent suivant la catégorie des mâles. Les mâles adultes présentent la plus forte variabilité interindividuelle avec quelques mâles dominants qui sont caractérisés par un taux très élevé d'émission par rapport à tous les autres mâles. Une différence est constatée entre les deux enclos dans le taux d'émission de comportements sexuels des MS et des M1. Les individus de ces deux catégories interagissent davantage avec les femelles à Quenza qu'à Casabianda. Une situation particulière est relevée dans chaque enclos. A Quenza en 2003, les sub-adultes présentent à la fois un taux d'émission non négligeable et une relative variabilité interindividuelle. A Casabianda en 2004, le mâle dominant interagit de manière quasi exclusive avec les femelles à la place d'alimentation.

## II. 4. 2. 2. Types de comportements sexuels émis par catégorie de mâles

Un calcul du  $\chi^2$  réalisé sur le tableau de contingence indique une forte dissemblance dans la répartition des comportements sexuels selon les catégories d'individus ( $\chi^2=622,944$  ; ddl=24 ;  $P<0,001$ ). Les catégories d'individus émettant trop peu de comportements sexuels ont été retirées de l'analyse (M1 de Quenza en 2002, M1 de Casabianda en 2002 et 2004, MS de Casabianda en 2002 et 2004).



**Figure 86 :** Projection des variables comportementales sexuelles émises et des catégories d'individus émetteurs de ces comportements pour chaque enclos et année sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. Les triangles correspondent aux modalités des types d'actes émis (variable active) et les points correspondent aux modalités de la variable croisant les catégories d'individus, l'enclos et l'année. Les couleurs illustrent les différentes classes retenues suite à une classification ascendante hiérarchique sur les deux premiers facteurs de l'AFC.

Les deux premiers axes factoriels de l'AFC expliquent plus de 92% de l'inertie totale du nuage de points (figure 86). Le premier facteur, à la contribution de 78,22%, oppose les comportements de type « tentative saillie » aux comportements « Herding ». Le deuxième facteur, à la contribution de 14,64%, distingue les items de type « flairage simple » des comportements « flairage intensif et tentative saillie ».

La classification ascendante hiérarchique sur les deux premiers axes factoriels permet d'effectuer une partition en trois groupes d'individus statistiques et l'AFC révèle trois profils de comportements. Le premier profil comportemental (1) est caractérisé par la prédominance de l'item *herding*, le mâle essayant ainsi de regrouper les femelles. Dans le deuxième profil, prédominent les comportements de *flairage simple* (2) considérés comme des comportements sexuels d'intérêt moins prononcé vis-à-vis des femelles. Enfin Le troisième profil est composé de comportements sexuels (3) qui oscillent entre le *flairage intensif* et les *tentatives de saillie* qui nous paraissent être les comportements sexuels d'intérêt pour une femelle les plus forts. On observe dans la constitution de ces groupes une distinction des catégories de mâles mais aussi des différences entre les deux enclos.

Le profil comportemental centré sur les *herding* ne concerne que les mâles adultes de Quenza en 2002 et 2003. Il semble être lié à la fois à la classe d'âge des mâles mais également à la structure de la population qui se caractérisait par un nombre élevé de mâles (16 et 18).

A Quenza en 2004, lorsque la population ne comprend que 8 mâles, les MA adoptent un profil comportemental de *flairage simple* et sont associés aux sub-adultes de Quenza en 2003 et 2004 et à tous les M1. Le *flairage simple* est considéré comme un des comportements d'intérêt pour une femelle les moins forts. Il est très bref et peut être effectué plus facilement par les mâles satellites. Les mâles M1 qui sont un peu à l'écart sur le graphique (en bas à droite), sont les individus qui ont le moins accès aux femelles.

Le troisième groupe est composé des mâles adultes de Casabianda au cours des trois années, ces mâles effectuant proportionnellement plus de *tentatives de saillie* et de *flairages intensifs* que les mâles adultes de Quenza chaque année. Avec les mâles adultes de Casabianda, sont classés les sub-adultes de Quenza en 2002 et de Casabianda en 2003, dont la plus forte contribution se situe en fait sur l'axe 3, les rapprochant ainsi du comportement de *flairage intensif*. Ils émettent peu de comportements sexuels mais ce sont majoritairement des *flairages intensifs*.

#### **II. 4. 2. 3. Répartition des comportements sexuels émis par les dominants sur les femelles**

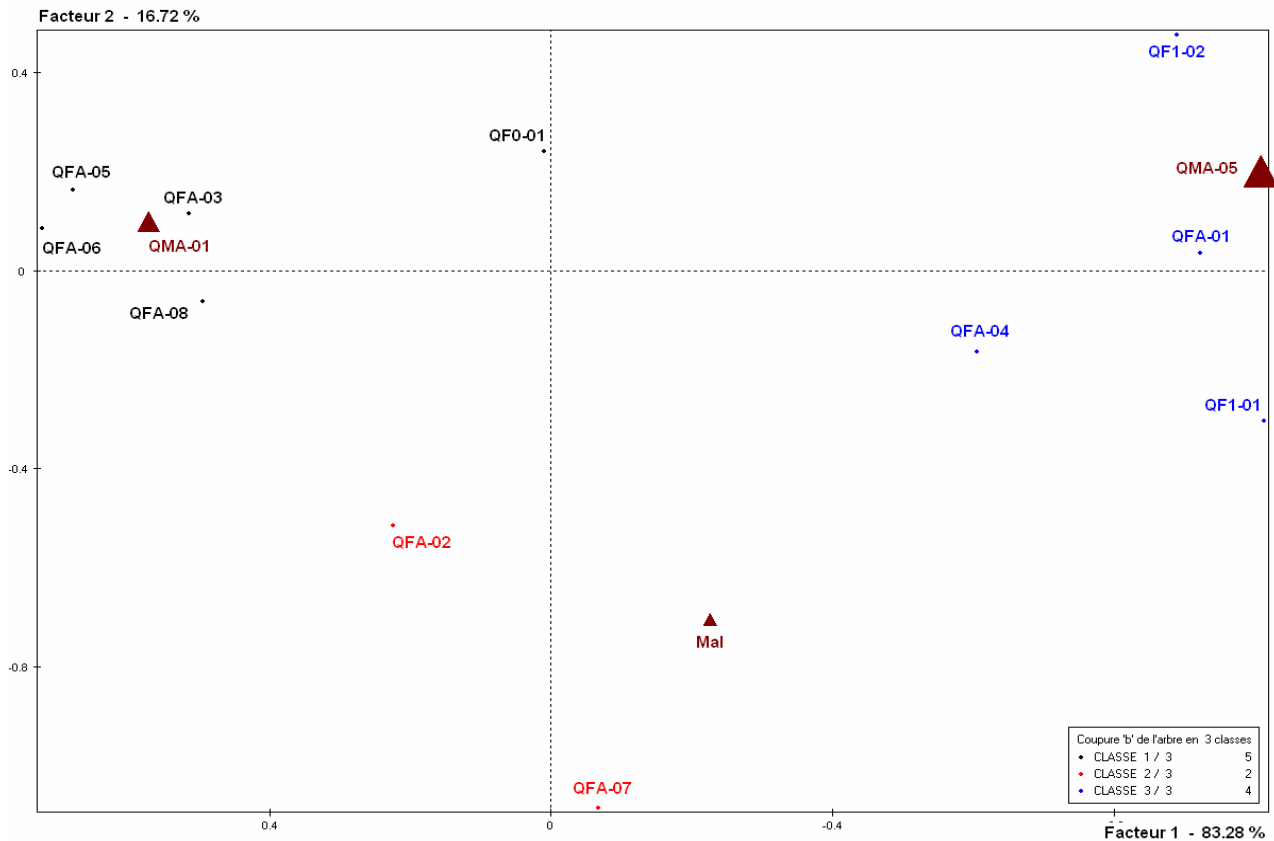
Nous avons réalisé, pour l'enclos de Quenza en 2002 et 2003 et pour l'enclos de Casabianda en 2003, une AFC croisant en lignes les femelles et en colonnes les mâles dominants émettant des comportements sexuels forts « *flairages intensifs* et *tentatives de saillie* » à l'attention de ces femelles.

##### **√ Enclos de Quenza pendant le rut 2002**

Un calcul du  $\chi^2$  réalisé sur le tableau de contingence indique une forte dissemblance dans la répartition des comportements sexuels vis-à-vis des femelles ( $\chi^2=41,949$  ; ddl=10 ;  $P<0,001$ ).

Les deux premiers axes factoriels de l'AFC expliquent 100% de l'inertie totale du nuage de points du fait du faible nombre de mâles représentés (figure 87). Le premier facteur, à la contribution de 83,28%, oppose les deux mâles dominants QMA-01 et QMA-05. Le deuxième facteur, à la contribution de 16,72%, distingue le mâle statistique représentatif (Mal) qui cumule tous les comportements sexuels émis par tous les autres mâles

(méthodologie chapitre 4.1.2.4.2.3). La classification ascendante hiérarchique sur les deux plans factoriels permet d'effectuer une partition en trois groupes qui s'organisent chacun autour d'un mâle. Les mâles QMA-01 et QMA-05 ont émis respectivement 55,9% et 28,2% des comportements sexuels forts contre 15,9% pour l'ensemble des autres mâles (Mal).



**Figure 87 :** Projection des variables individus mâles ayant émis des comportements sexuels et des individus femelles les ayant reçus, pendant le rut à Quenza en 2002, sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. Les triangles correspondent aux mâles dominants QMA-01 et QMA-05 ; Mal représentant l'ensemble des autres mâles de la population. Les points correspondent aux modalités de la variable individu femelle. Les couleurs illustrent les différentes classes retenues suite à une classification ascendante hiérarchique sur les deux premiers facteurs de l'AFC.

Nous observons donc trois groupes de cinq, quatre et deux femelles qui ne distinguent pas les femelles adultes des bichettes.

Les quatre femelles QFA-03, QFA-05, QFA-06 et QFA-08 (en noir) sont très proches, sur le plan factoriel, du mâle QMA-01, indiquant qu'elles ont reçu de ce mâle une majorité des comportements sexuels qui leur étaient adressés. La femelle QF0-01 est un peu plus éloignée par rapport à QMA-01. A la différence des quatre autres, cette femelle a reçu une proportion non négligeable de comportements sexuels de la part du mâle QMA-05.

Le deuxième groupe est composé de 4 femelles (en bleu), QF1-02, QFA-01, QFA-04 et QF1-01 qui sont proches de QMA-05, les deux dernières ayant une position quasi intermédiaire avec le mâle statistique (Mal). Le mâle QMA-05 a donc interagi majoritairement avec QF1-02

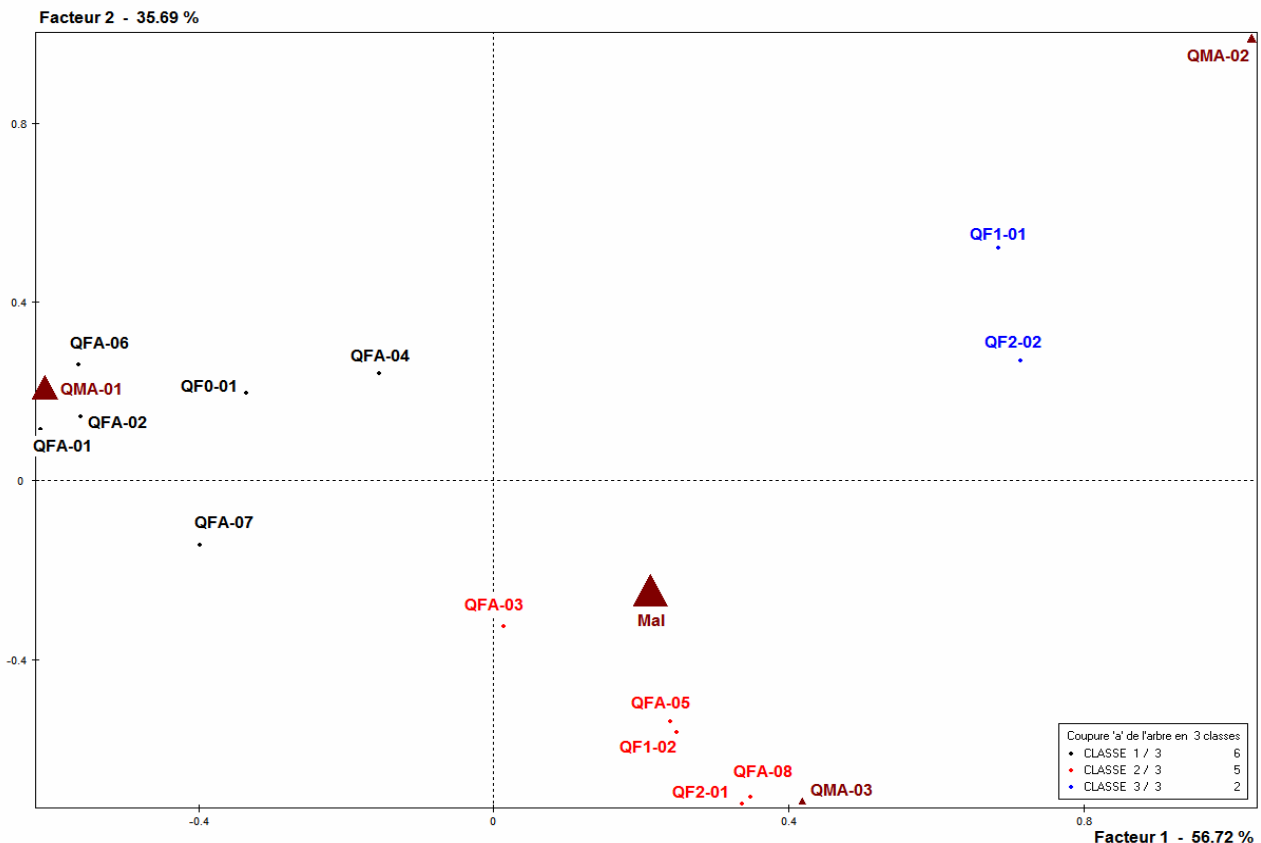
et QFA-01 à la place d'alimentation, les femelles QFA-04 et QF1-01 étant réceptrices, de manière conséquente, des comportements sexuels émis par les autres mâles.

Les deux dernières femelles (QFA-02 et QFA-07, en rouge) qui composent le troisième groupe sont plus proches du mâle représentatif des mâles satellites ce qui indique qu'elles ont reçu une proportion importante de comportements sexuels émis par ceux-ci, surtout la femelle QFA-07.

L'essentiel des comportements sexuels forts observés à la place d'alimentation ont été émis par le mâle dominant QMA-01, puis dans une moindre mesure par le mâle QMA-05, l'ensemble des mâles satellites émettant encore moins ces comportements.

### √ Enclos de Quenza pendant le rut 2003

Un calcul du  $\chi^2$  réalisé sur le tableau de contingence présentant en lignes les individus femelles et en colonnes les mâles dominants émettant des comportements sexuels forts, indique une forte dissemblance dans la répartition de ces comportements vis-à-vis des femelles ( $\chi^2=77,881$  ; ddl=24 ;  $P<0,001$ ).



**Figure 88 :** Projection des variables individus mâles ayant émis des comportements sexuels et des individus femelles les ayant reçus, pendant le rut à Quenza en 2003, sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. Les triangles correspondent aux mâles dominants QMA-01, QMA-02 et QMA-03 ; Mal représentant l'ensemble des autres mâles de la population. Les points correspondent aux modalités de la variable individu femelle. Les couleurs illustrent les différentes classes retenues suite à une classification ascendante hiérarchique sur les trois premiers facteurs de l'AFC.



Les deux premiers axes factoriels de l'AFC expliquent plus de 92% de l'inertie totale du nuage de points (figure 88). Le premier facteur, à la contribution de 56,72%, oppose les deux mâles dominants QMA-01 et QMA-02. Le deuxième facteur, à la contribution de 35,69%, distingue le mâle dominant QMA-02 de deux autres mâles (QMA-03 et le mâle statistique représentatif, Mal). Cependant QMA-03 et le mâle représentatif se distinguent sur l'axe 3 en s'opposant fortement de chaque côté du zéro. La classification ascendante hiérarchique sur les trois axes factoriels permet d'effectuer une partition en trois groupes de femelles. Nous n'avons pas constaté de distinctions entre les femelles d'après leur classe d'âge.

Les mâles QMA-01, QMA-02, QMA-03 ont émis respectivement 36,2%, 8,9% et 6,2% des comportements sexuels forts contre 48,7% pour l'ensemble des autres mâles (Mal).

Dans le premier groupe (en noir), les 3 femelles QFA-06, QFA-01 et QFA-02 sont très proches, sur le plan factoriel, du mâle QMA-01, indiquant qu'elles ont reçu de ce mâle une majorité des comportements sexuels qui leur étaient adressés. Trois autres femelles sont un peu plus éloignées du mâle QMA-01, recevant ainsi une proportion non négligeable de comportements sexuels de la part de QMA-02 (pour QFA-01 et QFA-04) et de la part de QMA-03 (pour QFA-07).

Les deux femelles QF1-01 et QF2-02 du deuxième groupe (en bleu) occupent une position intermédiaire entre le mâle dominant QMA-02 et le mâle représentatif (Mal), indiquant qu'elles reçoivent une majorité d'interactions sexuelles de la part de QMA-02 et des autres mâles (non dominants) de l'enclos.

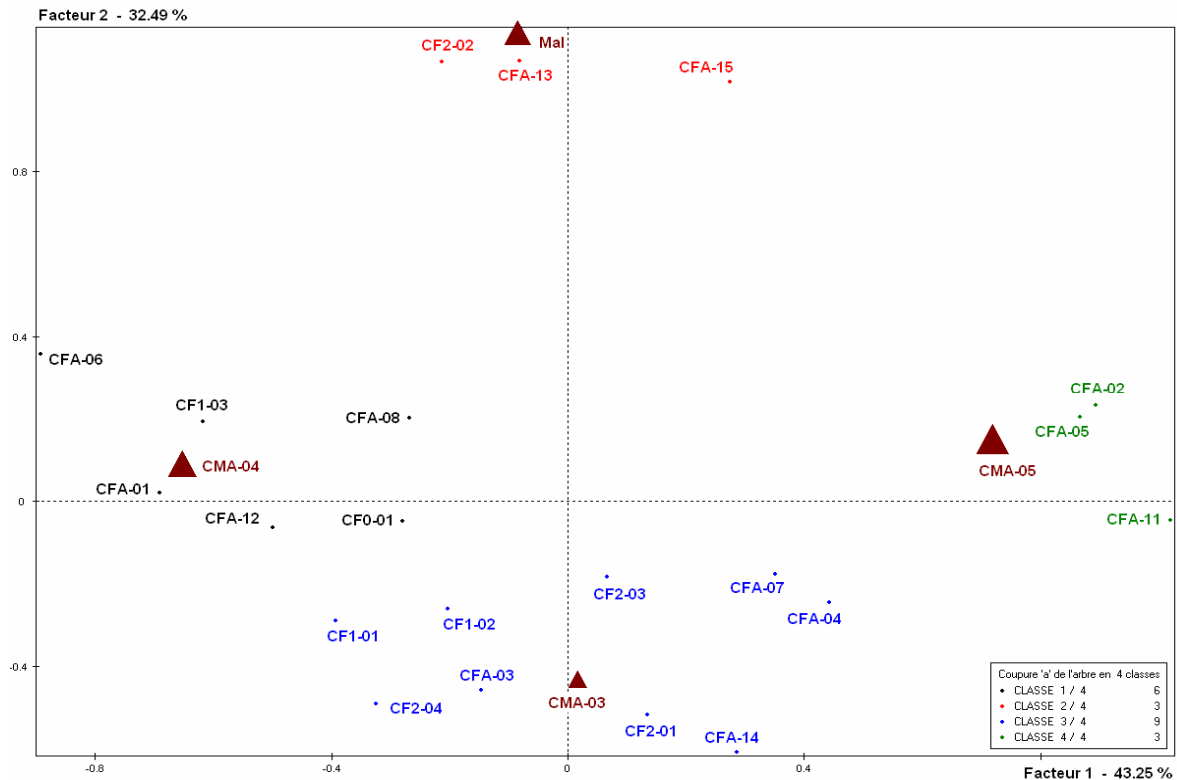
Les femelles du troisième groupe (en rouge) sont en fait beaucoup plus proches, sur le troisième facteur, du mâle représentatif (Mal) que du dominant QMA-03 qui a peu interagi. Ces cinq femelles ont donc reçu une majorité de comportements sexuels de la part des mâles satellites.

Il n'y a en fait qu'un mâle dominant QMA-01, qui émet fortement sur quelques femelles, les autres reçoivent beaucoup les avances des mâles satellites.

A Quenza, un seul mâle (QMA-01), fut dominant successivement durant les périodes de rut de 2002 et 2003. Seules 2 femelles QFA-06 et QF0-01 (sur 5 en 2002 et sur 6 en 2003) se retrouvent dans le groupe d'individus proches de QMA-01 à la fois en 2002 et en 2003.

#### √ *Enclos de Casabianda pendant le rut 2003*

Un calcul du  $\chi^2$  réalisé sur le tableau de contingence présentant en lignes les individus femelles et en colonnes les mâles dominants émettant des comportements sexuels forts, indique une forte dissemblance dans la répartition de ces comportements vis-à-vis des femelles ( $\chi^2=203,336$  ; ddl=40 ;  $P<0,001$ ).



**Figure 89 :** Projection des variables individus mâles ayant émis des comportements sexuels et des individus femelles les ayant reçus, pendant le rut à Casabianda en 2003, sur le plan formé par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. Les triangles correspondent aux mâles dominants CMA-03, CMA-04 et CMA-05 ; Mal représentant l'ensemble des autres mâles de la population. Les points correspondent aux modalités de la variable individu femelle. Les couleurs illustrent les différentes classes retenues suite à une classification ascendante hiérarchique sur les trois premiers facteurs de l'AFC.

Les deux premiers axes factoriels de l'AFC expliquent plus de 75% de l'inertie totale du nuage de points (figure 89). Le premier facteur, à la contribution de 43,25%, oppose les deux mâles dominants CMA-04 et CMA-05. Le deuxième facteur, à la contribution de 32,49%, distingue le mâle statistique représentatif (Mal) du dominant CMA-03. La classification ascendante hiérarchique sur les trois axes factoriels permet d'effectuer une partition en quatre groupes qui s'organisent chacun autour d'un mâle : deux groupes de trois femelles (vert et rouge), un groupe de six (noir) et un groupe de neuf (bleu). La répartition de ces femelles ne met pas en évidence de distinction par classe d'âge. Les quatre mâles présentent cependant tous une contribution élevée au troisième axe, CMA-04 et CMA-05 s'opposant à CMA-03 et au mâle représentatif (Mal). Les mâles CMA-03, CMA-04, CMA-05 ont émis respectivement 37,6%, 28,2% et 25,6% des comportements sexuels forts contre 8,6% pour l'ensemble des mâles non dominants (Mal).

En 2003 à Casabianda, les trois femelles CF2-02, CFA-13 et CFA-15 (en rouge) reçoivent une proportion importante de comportements sexuels par l'ensemble des mâles qui n'ont pas été dominants.

Les femelles CFA-02, CFA-05 et CFA-11 (en vert) ont reçu des comportements sexuels forts principalement de la part du mâle CMA-05.

Le troisième groupe (en bleu) est composé de neuf femelles autour du mâle dominant CMA-03, dont cinq (CF1-01, CF1-02, CF2-04, CFA-03 et CF2-03) sont aussi approchées de façon non négligeable par le mâle CMA-04. De même les trois femelles CFA-07, CFA-04 et à nouveau CF2-03, interagissent de façon conséquente avec le mâle CMA-05. Les deux femelles CF2-01 et CFA-14 ont reçues essentiellement des comportements sexuels de la part de CMA-03.

Dans le quatrième groupe défini autour du mâle CMA-04, trois femelles (CF1-03, CFA-06 et CFA-01) sont réceptrices de comportements sexuels provenant essentiellement de ce dernier. Deux autres femelles CFA-12 et CF0-01 tendent à se rapprocher du mâle CMA-03, alors que CFA-08 a reçu une certaine proportion de comportements sexuels de la part des mâles non dominants.

En résumé, les mâles adultes, principaux émetteurs de comportements sexuels, présentent des profils comportementaux différents selon les enclos. A Casabianda, au cours des trois années, les mâles adultes émettent principalement les comportements sexuels forts que sont les *flairages intensifs* et les *tentatives de saillie*. A Quenza, pour une forte densité de mâles en 2002 et 2003, les MA effectuent de nombreux *herding* tandis qu'en 2004, à faible densité de mâles, les comportements émis par les MA sont majoritairement des *flairages simples*.

La répartition des comportements sexuels forts émis par les dominants et les autres mâles à la place d'alimentation, ne révèle aucune orientation particulière selon la classe d'âge des femelles. Dans les situations considérées (Quenza en 2002 et 2003, et Casabianda en 2003) certaines femelles reçoivent de façon très majoritaire des comportements sexuels émis par un mâle dominant particulier. Les autres femelles reçoivent une proportion importante de comportements sexuels forts de la part de deux ou trois mâles dominants ou des mâles non dominants.

A Quenza en 2003, la moitié des comportements sexuels forts observés (48,7%), est émis par les mâles non dominants alors qu'ils n'émettent pas plus de 16% de ces comportements à Quenza en 2002 et à Casabianda en 2003.

## ***II. 5. Grégarité***

La structure sociale de chaque population a été représentée sous forme de dendrogramme dans lequel chaque barre verticale, coupant l'axe des abscisses en zéro, représente un individu. L'axe des ordonnées indique la distance d'association caractérisant chaque ensemble d'individus, une distance nulle ( $d=0$ ) indiquant que les individus concernés ont toujours été observés ensemble. Les valeurs croissantes de la distance ( $d$ ) représentent donc des degrés décroissants d'associations entre les individus. Pour chaque dendrogramme, nous avons tracé une ligne (marron) indiquant un niveau de discrimination significatif de regroupements des individus qui correspond à une rupture dans la distribution des nœuds en fonction de la distance d'association. En dessous de ce niveau, nous avons considéré que les individus reliés entre eux s'associaient préférentiellement les uns les autres par rapport aux autres individus de la population.

### ***II. 5. 1. Population de Quenza en 2003***

#### ***✓ Période hors rut à Quenza en 2003***

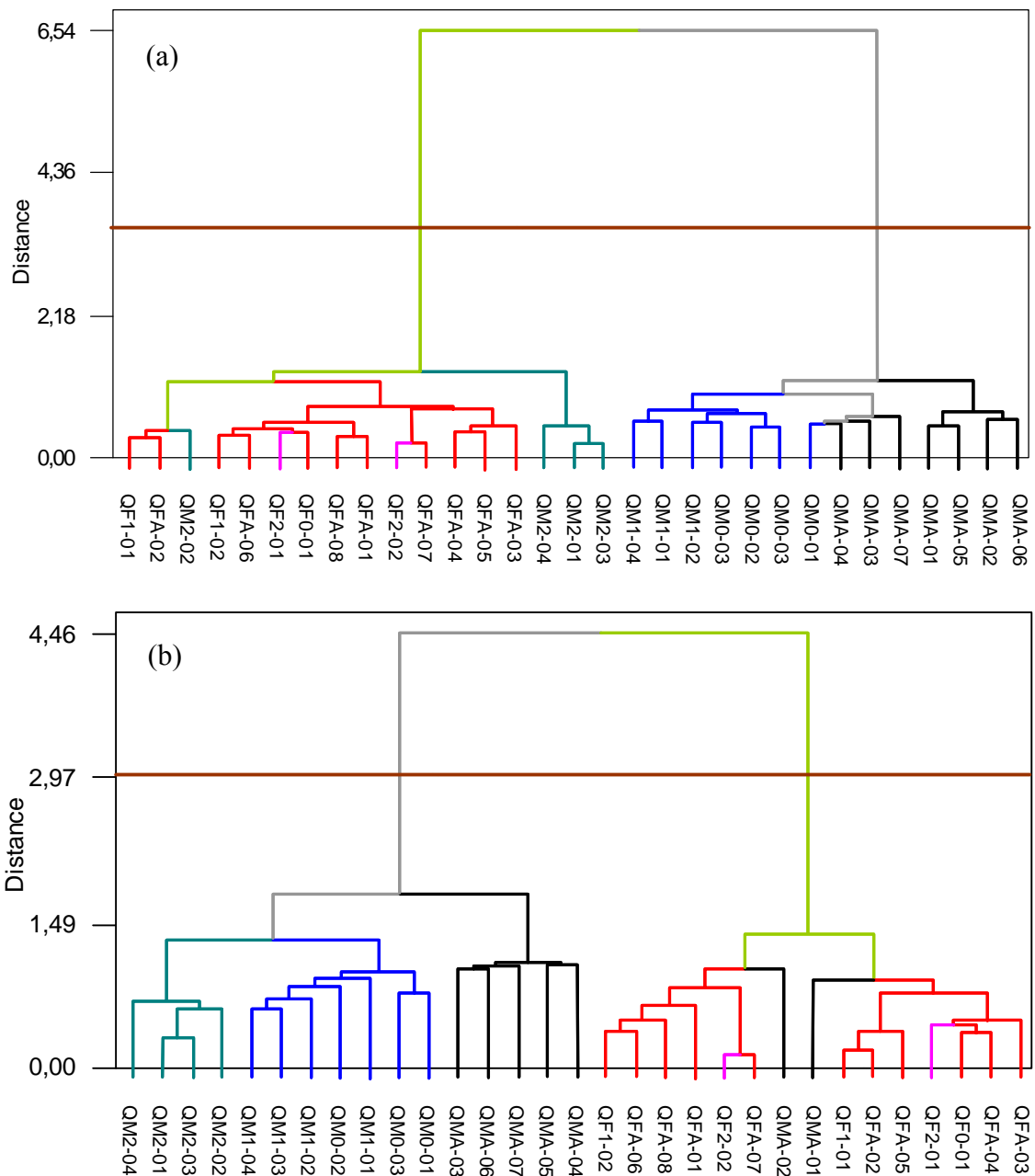
A Quenza en 2003 en période hors rut, le niveau préférentiel de coupure sur l'arbre hiérarchique met en évidence une très forte ségrégation des sexes ( $d_1=6,539$ ) opposant les mâles adultes et sub-adultes à l'ensemble des femelles et des daguets (figure 90a).

On peut ensuite distinguer, dans la structure du dendrogramme, six sous-groupes d'individus. La partie droite du dendrogramme rassemble les mâles de plus d'un an. Nous observons deux sous-groupes de quatre mâles adultes (à l'exception d'un mâle de 3 ans associé avec des adultes) et un sous-groupe de six sub-adultes. Dans la partie gauche du dendrogramme, nous avons caractérisé trois sous-groupes, le premier constitué de trois jeunes mâles M1, le deuxième d'un trio familial de deux femelles adultes et d'un daguet M1, et le troisième qui comporte les onze autres femelles.

#### ***✓ Période de rut à Quenza en 2003***

On retrouve en période de rut, comme niveau préférentiel de coupure, une très forte ségrégation des sexes ( $d_1=4,461$ ), mais la position des mâles dominants et des daguets a fortement changé par rapport à la période hors rut (figure 90b). En lisant la figure de gauche à droite, on distingue cinq sous-groupes : un premier des daguets (M1), un deuxième des mâles sub-adultes, un troisième des mâles adultes puis deux sous-groupes comprenant chacun des femelles et un mâle dominant. On observe donc pour les mâles une certaine structuration en sous-groupes de classes d'âge différentes (M1, MS et MA) et pour les femelles un partage en deux sous-groupes entre les deux mâles dominants.

Notons pour les femelles qu'aux deux périodes, il n'y a pas de structuration particulière, excepté certaines associations familiales marquées entre duos et/ou trios d'individus (QFA-07/QF2-02, QF0-01/QF2-01, QFA-02/QF1-01).



### Légende

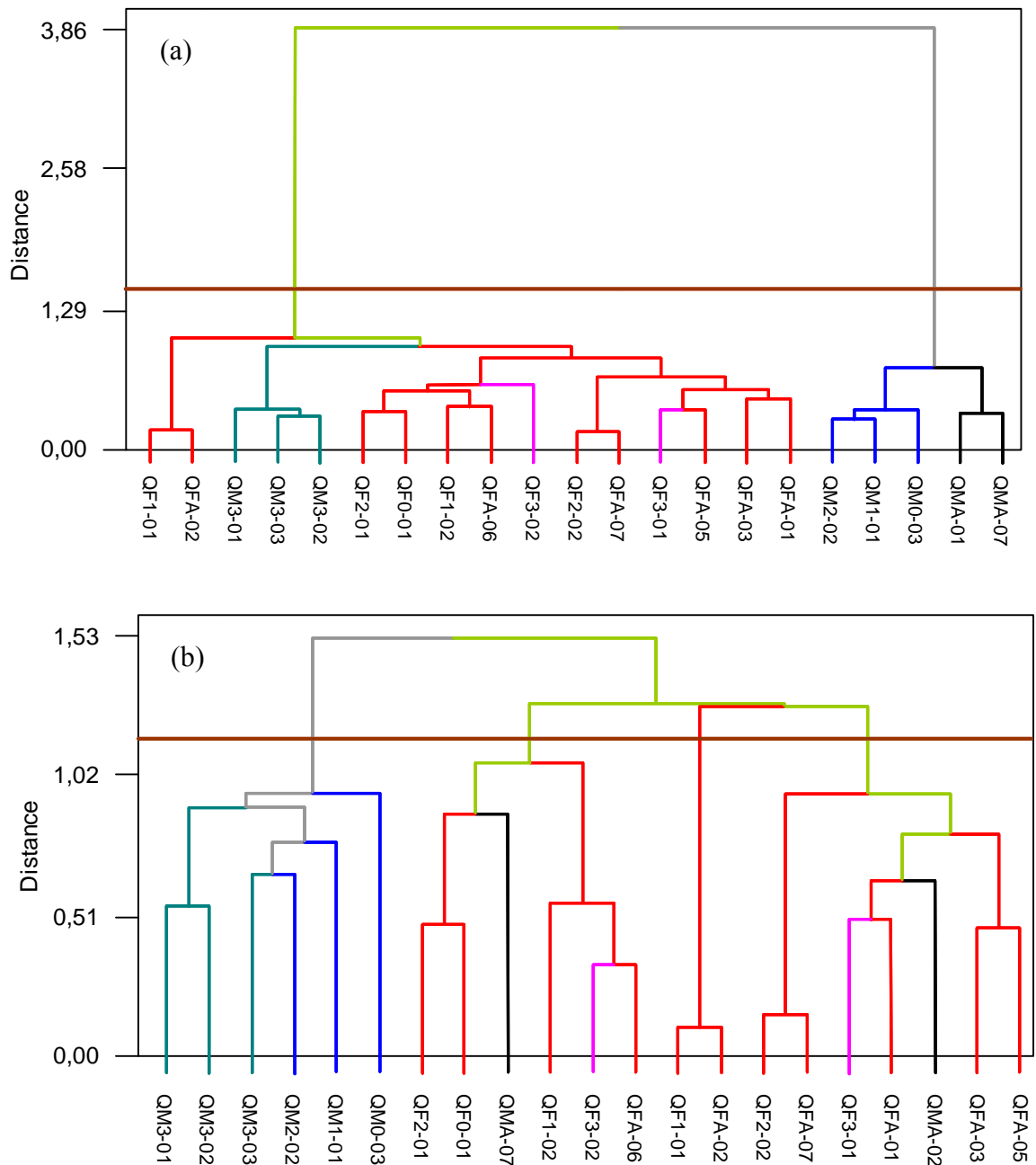
- Femelle (FA) de plus d'un an et groupe de femelles (FA et F1)
- Jeune femelle ou bichette (F1)
- Jeune mâle ou daguet (M1) et groupe de jeunes mâles M1
- Mâle subadulte (MS = 2 à 4ans) et groupe de mâles subadultes MS
- Mâle adulte (MA = + de 5 ans) ou groupe de mâles adultes MA
- Groupe de mâles composé d'individus de différentes classes d'âge (MA, MS et M1)
- Groupe composé d'individus des 2 sexes et de toutes classes d'âge
- Délimitation d'ensembles d'individus s'associant préférentiellement entre eux

**Figure 90 :** Structuration sociale de la population de Quenza en période hors rut (a) et en période de reproduction (b) en 2003.

## II. 5. 2. Population de Quenza en 2004

### ✓ Période hors rut à Quenza en 2004

Comme à Quenza en 2003 en période hors rut, le niveau préférentiel de coupure sur l'arbre hiérarchique met en évidence de prime abord une forte ségrégation des sexes ( $d_1=3,86$ ) opposant les mâles adultes et sub-adultes à l'ensemble des femelles et des daguets (figure 91a).



**Figure 91 :** Structuration sociale de la population de Quenza en période hors rut (a) et en période de reproduction (b) en 2004.

Dans la partie gauche de la figure nous observons un groupe comprenant la totalité des femelles et des daguets. Cet ensemble se décompose en trois sous-groupes, une paire de femelles apparentées (QF1-01/QFA-02), un sous-groupe des trois daguets de la population et l'ensemble des autres femelles adultes et bichettes. Le groupe des mâles se subdivise en deux sous-groupes, d'un côté les deux mâles adultes, et de l'autre les trois mâles sub-adultes. Notons que le duo de femelles apparentées (QF1-01/QFA-02) se distinguait déjà à Quenza en 2003.

#### ✓ *Période de rut à Quenza en 2004*

Pendant le rut à Quenza en 2004, la première rupture des nœuds distingue les mâles M1 et MS de tous les autres individus ( $d_1=1,535$ ). Le niveau préférentiel de coupure du dendrogramme met en évidence quatre groupes (figure 91b). Outre le groupe (M1-MS), on observe deux groupes comprenant chacun plusieurs femelles et un mâle adulte, et le même duo familial que précédemment (QF1-01/QFA-02).

On peut constater que malgré les différences d'effectif et de structure de population entre 2003 et 2004 à Quenza, il existe pour les deux périodes caractéristiques et les deux années une structure générale similaire en « pont » du dendrogramme. Hors période de rut on observe une très forte ségrégation des sexes qui distingue tous les mâles de plus d'un an de toutes les femelles et tous les daguets M1. En période de rut, nous retrouvons d'un côté la majorité des mâles rejoints par les daguets, et de l'autre l'ensemble des femelles accompagnées de deux mâles adultes.

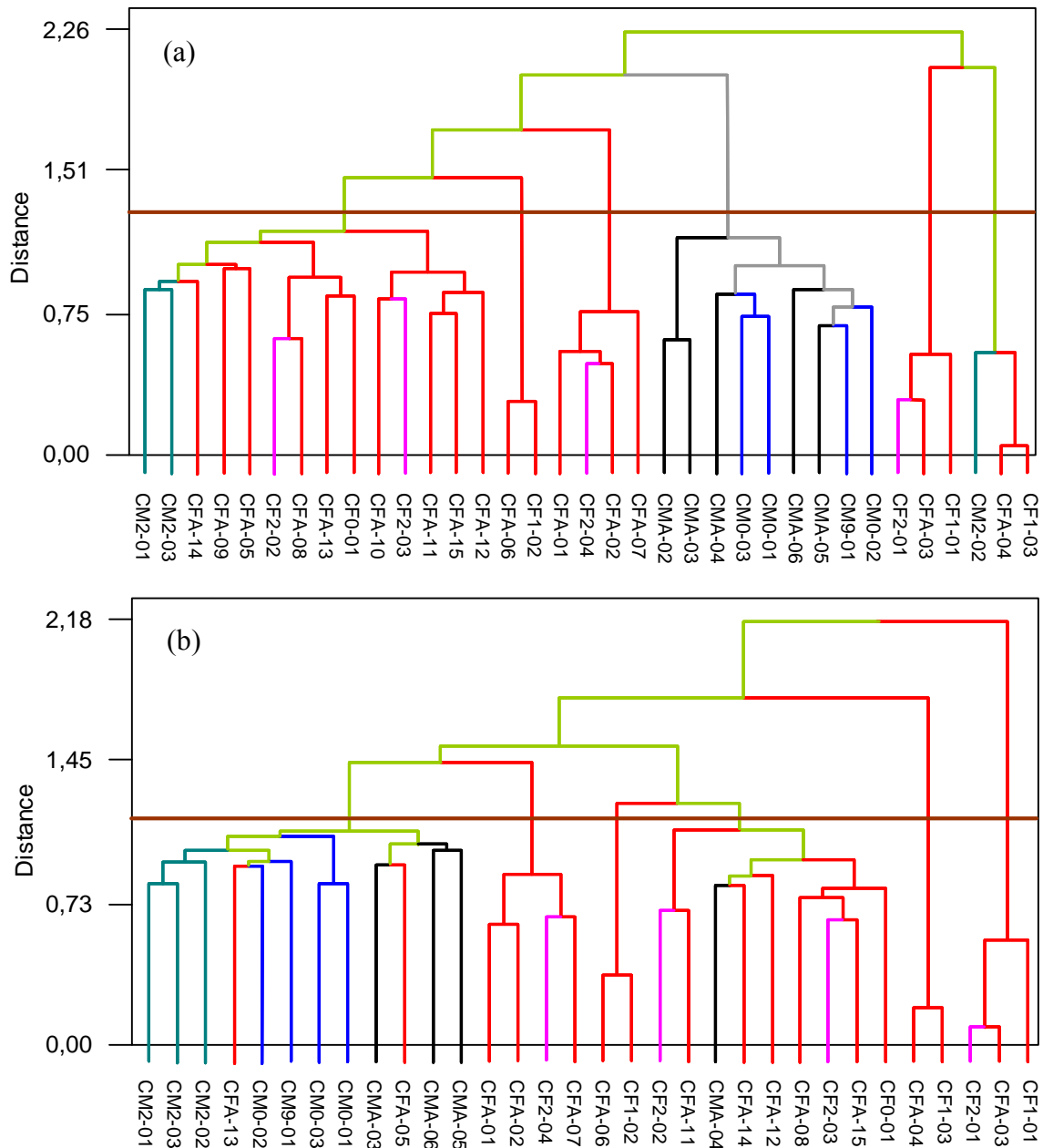
### ***II. 5. 3. Population de Casabianda en 2003***

La structure sociale de Casabianda est chaque année et à chaque période totalement différente de celle de Quenza. A la structure en « pont » de l'arbre hiérarchique à Quenza, s'oppose à Casabianda une structure en « escalier ». D'autre part, la valeur des premiers nœuds à Casabianda est toujours plus faible qu'à Quenza.

#### ✓ *Période hors rut à Casabianda en 2003*

A Casabianda en 2003 en période hors rut, le niveau préférentiel de coupure sur l'arbre hiérarchique met en évidence six ensembles d'individus (figure 92a). Les deux premiers nœuds ( $d_1=2,26$  et  $d_2=2,07$ ) distinguent deux groupes familiaux caractérisant une femelle accompagnée de ses jeunes des deux dernières années (CFA-04/CF1-03/CM2-02 et CFA-03/CF1-01/CF2-01).

Le troisième nœud distingue les mâles adultes et sub-adultes du reste des femelles et des daguets. Enfin, les quatrième et cinquième nœuds séparent deux autres groupes familiaux de femelles du reste des femelles et daguets.



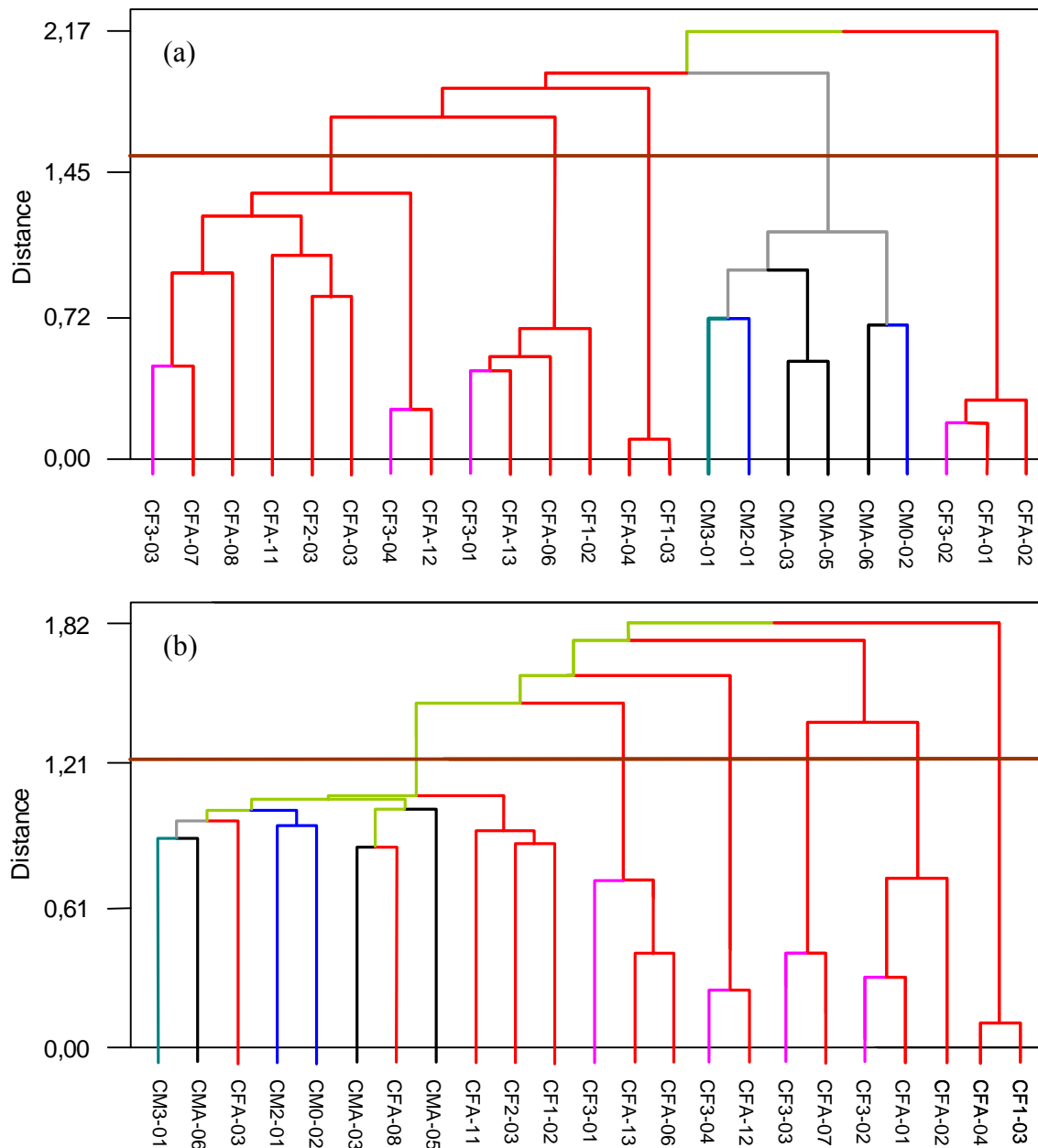
**Figure 92 :** Structuration sociale de la population de Casabianda en période hors rut (a) et en période de reproduction (b) en 2003.

✓ *Période de rut à Casabianda en 2003*

Durant la période de rut en 2003, on retrouve la structure en « escalier » du dendrogramme. Les deux premiers nœuds ( $d_1=2,18$  et  $d_2=1,79$ ) distinguent les deux mêmes petits groupes familiaux, à l'exception du jeune mâle (M1) présent dans un des groupes pendant la période hors rut (figure 92b). Les trois autres nœuds permettent de distinguer les deux autres petits groupes familiaux précédemment déterminés, un groupe de femelles accompagné d'un mâle adulte et un vaste ensemble d'individus comprenant tous les autres mâles et deux femelles adultes.



## II. 5. 4. Population de Casabianda en 2004



**Figure 93 :** Structuration sociale de la population de Casabianda en période hors rut (a) et en période de reproduction (b) en 2004.

### ✓ Période hors rut à Casabianda en 2004

En période hors rut en 2004 et malgré le changement de la structure de population, on retrouve la même structure en escalier de l'arbre hiérarchique (figure 93a). Le premier nœud distingue un petit groupe familial d'une femelle et de ses jeunes des deux années précédentes ( $d_1=2,17$ ). Le deuxième nœud met en évidence la ségrégation des sexes par la constitution d'une part d'un groupe comprenant tous les mâles de l'enclos (même le daquet M1) et d'autre part de l'ensemble des autres femelles. Cet ensemble de femelles est lui-même subdivisé en

trois groupes (3<sup>ème</sup> et 4<sup>ème</sup> nœud), deux petites entités familiales et un autre groupe de 6 femelles.

Trois des quatre petits groupes de femelles caractérisés en 2003 ont été perturbés dans leur composition par le retrait d'au moins un individu pour le relâcher à Saint Pierre de Venaco. L'association familiale qui disparaît complètement en 2004 est celle qui a subi la perturbation la plus importante, deux des trois femelles composant le trio ayant été retirées de l'enclos. Le quatrième groupe (duo familial) non perturbé est associé en 2004 à une femelle adulte et une bichette (dont la mère a été relâchée).

#### ✓ *Période de rut à Casabianda en 2004*

En période de rut en 2004, les cinq premiers nœuds distinguent 5 groupes familiaux de femelles et leurs jeunes bichettes d'un vaste ensemble intégrant les mâles adultes, les mâles sub-adultes, les daguets et des femelles (figure 93b).

En résumé, on remarque tout d'abord que l'on a obtenu deux structures de dendrogrammes différentes, une en « pont » pour Quenza et une autre en « escalier » pour Casabianda. Chaque structure est caractéristique d'une population et on la retrouve pour chaque année et chaque période. Cette différence relate notamment une ségrégation des sexes particulière pour chaque enclos.

A Quenza la ségrégation des sexes est très marquée les deux années hors période de rut et perdure, mais de façon moins soutenue, durant le rut. Hors période de rut, la distance associative qui sépare les mâles sub-adultes et adultes aux femelles et daguets est la plus forte. Les subdivisions en sous groupes de classe d'âge pour les mâles ne sont que secondaires et il en est de même pour les mâles M1 et le petit groupe familial menée par la même femelle les 2 années. Durant le rut, les femelles sont subdivisées en deux groupes comprenant chacun un grand mâle dominant, ces deux groupes restant séparés par le premier nœud du reste des mâles de l'enclos.

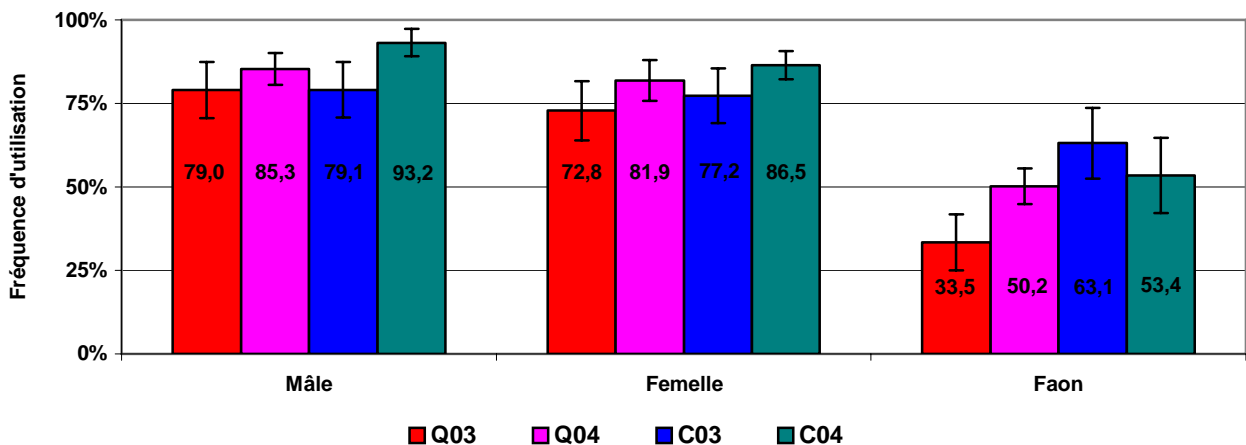
A Casabianda, la ségrégation diffère tout d'abord par une valeur de distance du premier nœud qui est plus faible et qui ségrège au mieux au deuxième nœud caractérisant prioritairement un ou plusieurs petits groupes de femelles. Hors rut, la ségrégation sexuelle reste cependant marquée par la constitution d'un groupe où l'on retrouve tous les mâles adultes et sub-adultes. Mais en période de reproduction la séparation n'est plus aussi tranchée car on retrouve plusieurs mâles et femelles ensemble. La structure qui prime et perdure dans les quatre situations à Casabianda correspond à plusieurs petites unités familiales de femelles et bichettes (FA et F1).

## II. 6. Comportement alimentaire aux mangeoires

### II. 6. 1. Accès à l'alimentation

Ce système mis en place pour favoriser l'accès de l'alimentation à tous les animaux n'élimine pas le fait qu'il y ait une compétition alimentaire entre eux. Les mangeoires sont éloignées d'environ 6m les unes des autres, certains individus passant régulièrement d'une mangeoire à une autre tandis que d'autres se fixent de manière plus prononcée à une mangeoire, n'en changeant que de temps en temps. La raison des déplacements des individus d'une source alimentaire à une autre peut être une réduction de l'accès à cette ressource, mais elle est surtout et principalement le fait d'interactions agonistiques entre eux qui génèrent de nombreux comportements d'évitement ou de fuite.

De manière générale (figure 94), les individus des 2 sexes de plus d'un an sont observés au moins 3 fois sur 4 en train de s'alimenter lorsqu'ils sont présents dans le système d'alimentation (72 à 93% des observations). Cela révèle donc une bonne utilisation des mangeoires par l'ensemble des adultes et sub-adultes, et une certaine efficacité du système d'alimentation qui leur est proposé. Les faons se nourrissent de façon moindre que les adultes (33 à 63%) du fait d'une part que les observations sont réalisées alors qu'ils commencent à peine à ingérer des aliments solides et d'autre part en raison de leur statut social : ils évitent la majorité des adultes car ces derniers les chassent.



**Figure 94 :** Fréquence d'utilisation des mangeoires par catégorie d'individus (mâles, femelles, faons) pour les populations de Quenza en 2003 et 2004 (Q03 et Q04) et de Casabianda en 2003 et 2004 (C03 et C04).

Pour chaque catégorie d'individus, les écarts types calculés ne sont pas trop importants indiquant ainsi qu'il n'y a pas de très fortes variations interindividuelles pour l'accès aux mangeoires dans les trois catégories constituées.

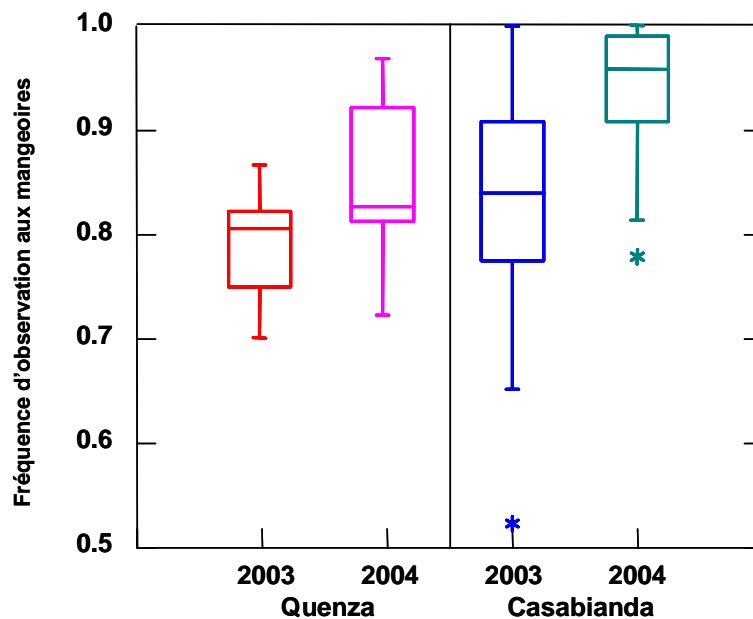
Le modèle linéaire mixte appliqué à la comparaison de chaque catégorie pour les quatre situations (enclos-année) révèle une interaction triple significative des effets classe d'âge et de sexe, enclos et année ( $F_{2,149}=3,445$  ;  $P=0,0345$ ). Nous avons alors effectué les comparaisons entre catégories mais au sein d'un même enclos et pour une même année en appliquant la

correction de Bonferroni ( $\alpha_{\text{cor}} = 0,05/3 = 0,0167$ ). Le modèle dénote un effet de la classe d'âge et de sexe avec des valeurs significativement supérieures pour les mâles et les femelles par rapport aux faons ( $t=14,015$  ;  $dll=121$  ;  $P<0,0001$  et  $t=11,266$  ;  $dll=121$  ;  $P<0,000$ ) et de même pour les mâles vis-à-vis des femelles ( $t=3,0567$  ;  $dll=121$  ;  $P=0,0028$ )

Il y a donc une différence significative de la prise alimentaire entre les deux sexes au profit des mâles et ce dans les 2 enclos en 2003 et 2004. Très majoritairement, les mâles sont dominants sur les femelles (excepté quelques mâles de 1 an). Les grands mâles adultes se fixent généralement à une mangeoire, écartant les autres individus. Les femelles sont ainsi régulièrement chassées et présentent ainsi un taux d'observation, aux mangeoires, légèrement plus faible.

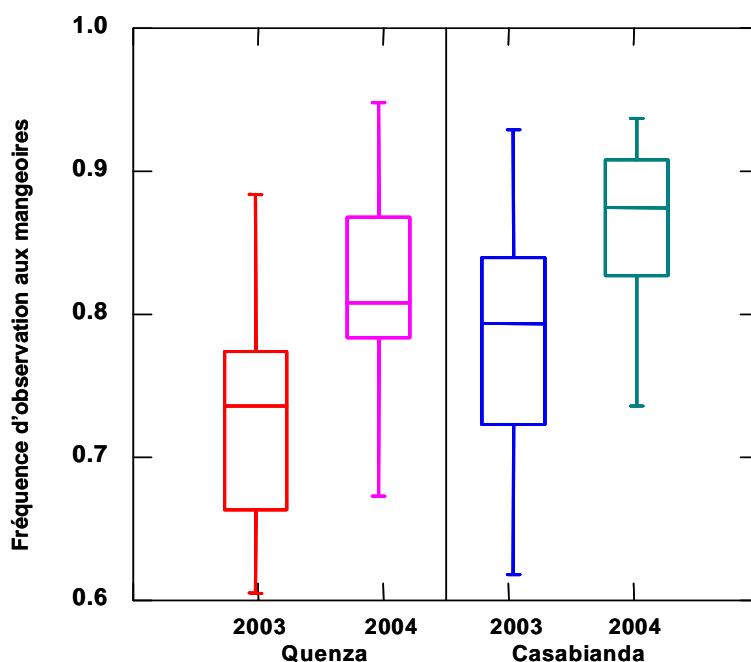
Du fait de l'interaction triple des effets catégories-enclos-année et afin de déterminer des effets éventuels de la structure de population, nous avons testé l'accès aux mangeoires intra-catégories entre les enclos et les deux années 2003 et 2004. Nous commencerons par présenter les résultats obtenus pour les mâles, puis les femelles et enfin les faons.

### √ Mâles et femelles



**Figure 95 :** Fréquences d'observation des mâles (d'un an et plus) aux mangeoires par année et par enclos (Quenza et Casabianda en 2003 et 2004).

Le modèle linéaire mixte appliqué à la classe d'âge et de sexe mâle d'un an et plus relève un effet significatif de l'interaction des facteurs année-enclos ( $F_{1,35}=3,78$  ;  $P=0,06$ ) et on observe pour chaque année une fréquentation des mangeoires plus importante pour les mâles de Casabianda (figure 95) par rapport à ceux de Quenza. On a également, et ce pour chaque enclos, une propension des mâles à s'alimenter plus en 2004 qu'en 2003.



**Figure 96 :** Fréquences d’observation des femelles (d’un an et plus) aux mangeoires par année et par enclos (Quenza et Casabianda en 2003 et 2004).

Le modèle linéaire mixte appliqué à la classe d’âge et de sexe femelle d’un an et plus ne dénote pas d’effet interactif période-enclos ( $F_{1,34}=0,07$  ;  $P=0,791$ ) mais révèle deux effets principaux : un effet année ( $F_{1,34}=19,82$  ;  $P<0,0001$ ) et un effet enclos ( $F_{1,35}=9,36$  ;  $P=0,0042$ ). De même que pour les mâles, mais de façon tout aussi marquée pour les 2 enclos, les femelles présentent un taux de fréquentation des mangeoires plus important à Casabianda qu’à Quenza et l’on constate pareillement une augmentation au sein des deux enclos entre les deux années (figure 96).

L’explication la plus probable, pour les mâles et les femelles, de l’augmentation entre 2003 et 2004 est la diminution de l’effectif des populations dans les deux enclos entre ces deux années du fait de l’opération de relâcher à saint Pierre de Venaco (diminution de l’effectif de la population de 29% à Quenza et de 38% à Casabianda). Un effectif moindre permet alors un accès plus important à la ressource pour les individus en accroissant le temps et l’espace « mangeoire disponible ».

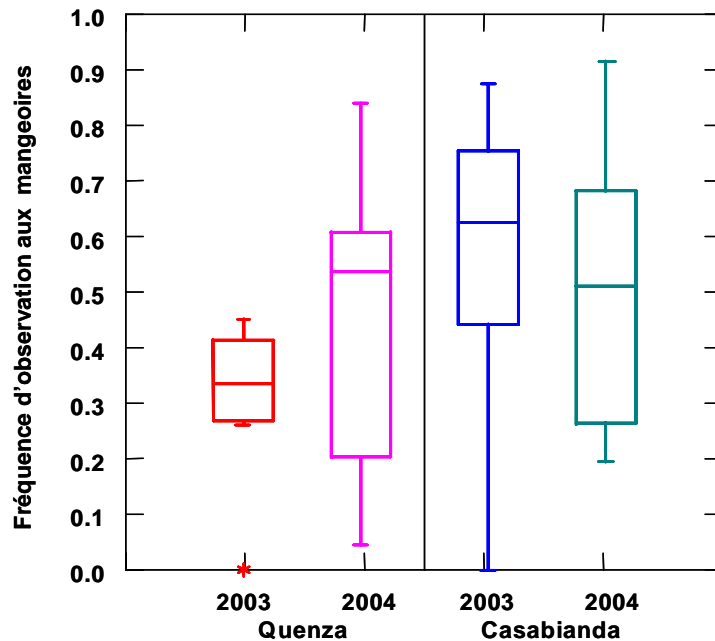
Outre la réduction du nombre d’individus, il y a eu entre 2003 et 2004 des changements de la structure de populations dans les 2 enclos : une augmentation de la sex ratio en faveur des femelles (de 0,72 à 1,63 à Quenza et de 1,92 à 2,83 à Casabianda) et une réduction du nombre de grands mâles (de 19% à 7% à Quenza et de 11% à 9% à Casabianda). Il semblerait, lorsque l’on compare pour une année donnée (2003 ou 2004) le taux d’utilisation des mangeoires entre les 2 enclos, qu’il y ait une influence combinée de ces 2 facteurs.

En effet, on observe une différence significative en faveur de l’enclos de Casabianda dont les 2 catégories d’individus présentent un taux de fréquentation des mangeoires plus important qu’à Quenza. En 2003 on a pour Casabianda une sex ratio de 1,92 vs 0,72 à Quenza et un pourcentage de grands mâles de 11% vs 19%. En 2004 on a pour Casabianda une sex ratio de 2,83 vs 1,63 à Quenza et un pourcentage de grands mâles de 9% vs 7%. En général les grands mâles monopolisent une mangeoire et restreignent donc le nombre d’auges disponibles pour les autres animaux.

## √ Faons

Si l'on s'intéresse maintenant à la catégorie des faons on observe une différence significative à Quenza en 2003 avec une interaction de l'effet année-enclos ( $F_{1,22}=5,37$  ;  $P=0,03$ ) où ils accèdent beaucoup moins à la mangeoire que dans les 3 autres situations (Quenza 2004 et Casabianda 2003 et 2004, figure 97).

Il semblerait qu'ici les 3 facteurs cités précédemment interviennent car 2003 à Quenza est une situation à fort effectif (36), à la sex-ratio le plus en faveur des mâles (0,72) et au taux de grands mâles le plus élevé (19%).



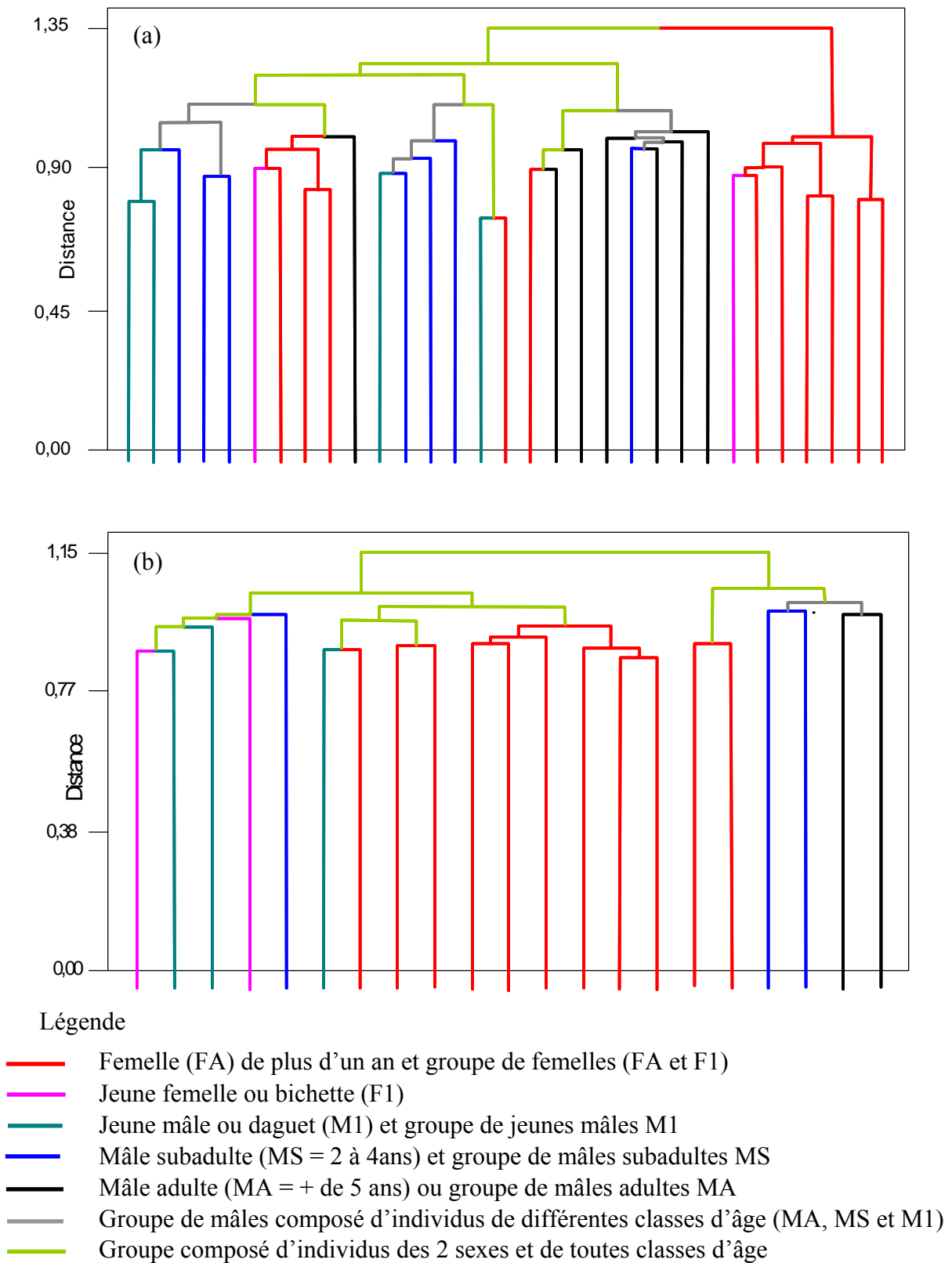
**Figure 97 :** Fréquences d'observation des faons aux mangeoires par année et par enclos (Quenza et Casabianda en 2003 et 2004).

De plus la variabilité interindividuelle est beaucoup plus marquée que chez les individus d'un an et plus. Ceci est dû à l'effet de l'âge des faons, qui peuvent naître à plusieurs semaines d'écart et commencer ainsi à s'alimenter aux mangeoires plus ou moins tardivement et de manière plus moins conséquente, bien qu'ils soient tout de même présents dans le système d'alimentation.

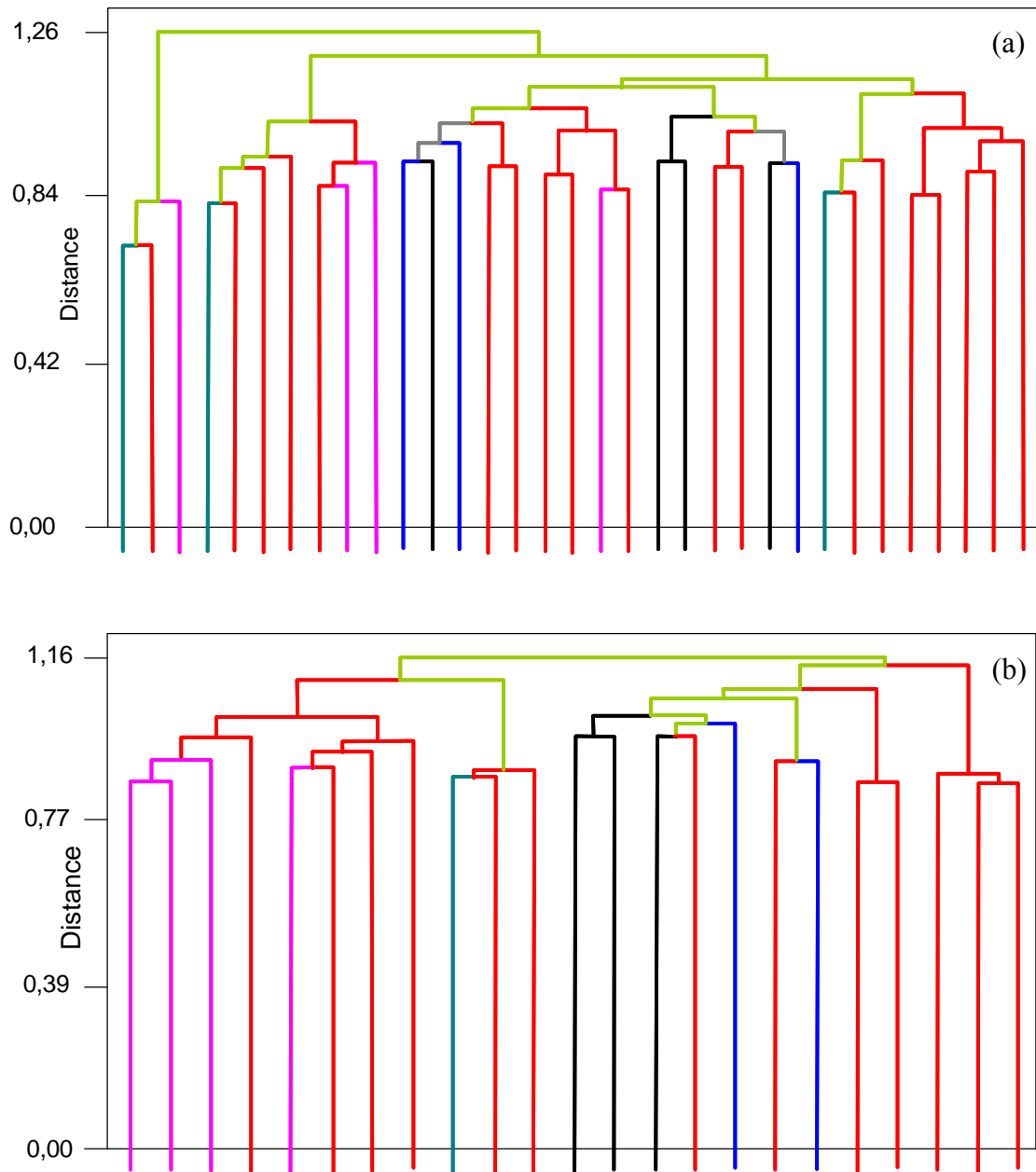
### II. 6. 2. Structuration sociale durant l'alimentation

Le nombre d'individus à une même mangeoire pouvait varier entre 1 et 8 individus. Les dendrogrammes (figures 98 et 99) montrent une structure très différente de celles obtenues par l'étude de la grégarité. Cette différence est confirmée par l'observation de la distribution des nœuds en fonction de la distance associative de chacun d'entre eux. Tous les nœuds sont ramassés sur un intervalle de distance restreint, la valeur maximale du premier nœud étant de  $d=1,35$ . La valeur de la distance obtenue pour les derniers nœuds (caractérisant les associations dyadiques les plus fortes) est très élevée. Cela signifie que les individus considérés comme les plus fortement associés présentent déjà une valeur de distance associative importante. La valeur de distance la plus faible constatée, qui caractérise la plus forte des associations entre 2 individus pour les quatre situations traitées, est de  $d=0,712$ .

Alors que cette valeur oscille entre 0,059 et 0,141 pour les structures sociales déterminées lors de l'arrivée à la place d'alimentation.



**Figure 98 :** Arbres hiérarchiques caractérisant les regroupements à la mangeoire des individus de la population de QENZA en période hors rut en 2003 (a) et 2004 (b).



**Figure 99 :** Arbres hiérarchiques caractérisant les regroupements à la mangeoire des individus de la population de Casabianda en période hors rut en 2003 (a) et 2004 (b).

De même les indices d'association par paires qui constituent la matrice de départ (indice variant entre 0 et 1, tableau XX), sont bien plus faibles pour les associations aux mangeoires ( $I_{\max}=0,29$ ) que les indices qui caractérisent la grégarité ( $I_{\min}=0,94$ ).



**Tableau XX :** Indices d'association par paire calculés pour les différentes situations dans la caractérisation d'une structure sociale pour les deux populations de Quenza et de Casabianda

Indice d'association par paire		Quenza		Casabianda	
		I Min.	I Max.	I Min.	I Max.
Grégarité	Hors rut 2003	0	<b>0,86</b>	0	<b>0,94</b>
	Rut 2003	0	<b>0,94</b>	0	<b>0,91</b>
	Hors rut 2004	0,01	<b>0,86</b>	0	<b>0,90</b>
	Rut 2004	0,03	<b>0,89</b>	0	<b>0,90</b>
Alimentation	Mangeoires 2003	0	<b>0,27</b>	0	<b>0,29</b>
	Mangeoires 2004	0	<b>0,20</b>	0	<b>0,14</b>

Il n'y a donc pas de structure qui émerge lors de l'alimentation aux mangeoires par le fait que l'on n'observe pas d'associations particulières entre les individus, ni de ségrégation forte entre eux.

Il semblerait au vu d'analyses factorielles des correspondances réalisées sur la position géographique des individus dans le système d'alimentation, que certains animaux ont tendance à utiliser de manière prolongée un nombre de mangeoires restreint, que ce soient des mâles ou des femelles. D'autres individus ont tendance à changer de manière plus fréquente d'auge et s'alimentent successivement dans la majorité des mangeoires mises en place.

En résumé, il semblerait que le système d'alimentation mis en place soit d'une relative efficacité, permettant à tous les individus de s'alimenter. La grégarité, déterminée lors des arrivées des groupes d'individus à la place d'alimentation, ne se retrouve en aucune façon dans les associations aux mangeoires.





**5. Caractérisation**  
**génétique des populations**  
**captives**



Dans ce chapitre, après avoir présenté brièvement l’historique des populations des trois enclos et décrit les matériels et protocoles utilisés, nous traiterons successivement :

- du polymorphisme génétique des trois populations captives échantillonnées (Quenza, Casabianda et Ania),
- du degré de divergence génétique entre ces trois populations,
- de l’évolution de la diversité génétique au cours des dernières années au sein des populations de Quenza et de Casabianda,
- de la détermination des liens de parenté pour les cohortes de faons de 2002 à 2005 des populations de Quenza et de Casabianda
- de la mise en correspondance des paramètres comportementaux observés avec contribution des mâles à la reproduction

## ***I. Introduction***

L’essentiel de la réalisation de ce programme de réintroduction du cerf en Corse, dont la gestion des populations captives, a été fait de manière empirique à partir de 13 individus (4 mâles et 9 femelles) en provenance de Sardaigne. La population de l’enclos de Quenza (créé en 1985) est issue de 7 individus (3 mâles et 4 femelles) de Sardaigne. L’effectif de cette population, croissant au fil des ans, permit la translocation, dès 1991, d’un noyau fondateur de 11 animaux à l’enclos de Casabianda, qui fut renforcé en 1994 par l’arrivée de 6 individus (1 mâle et 5 femelles) de Sardaigne. Cette même année, 1994, verra la mise en service d’un troisième enclos, à Ania di Fium’Orbu, par la venue de 14 individus provenant tous de l’enclos de Quenza.

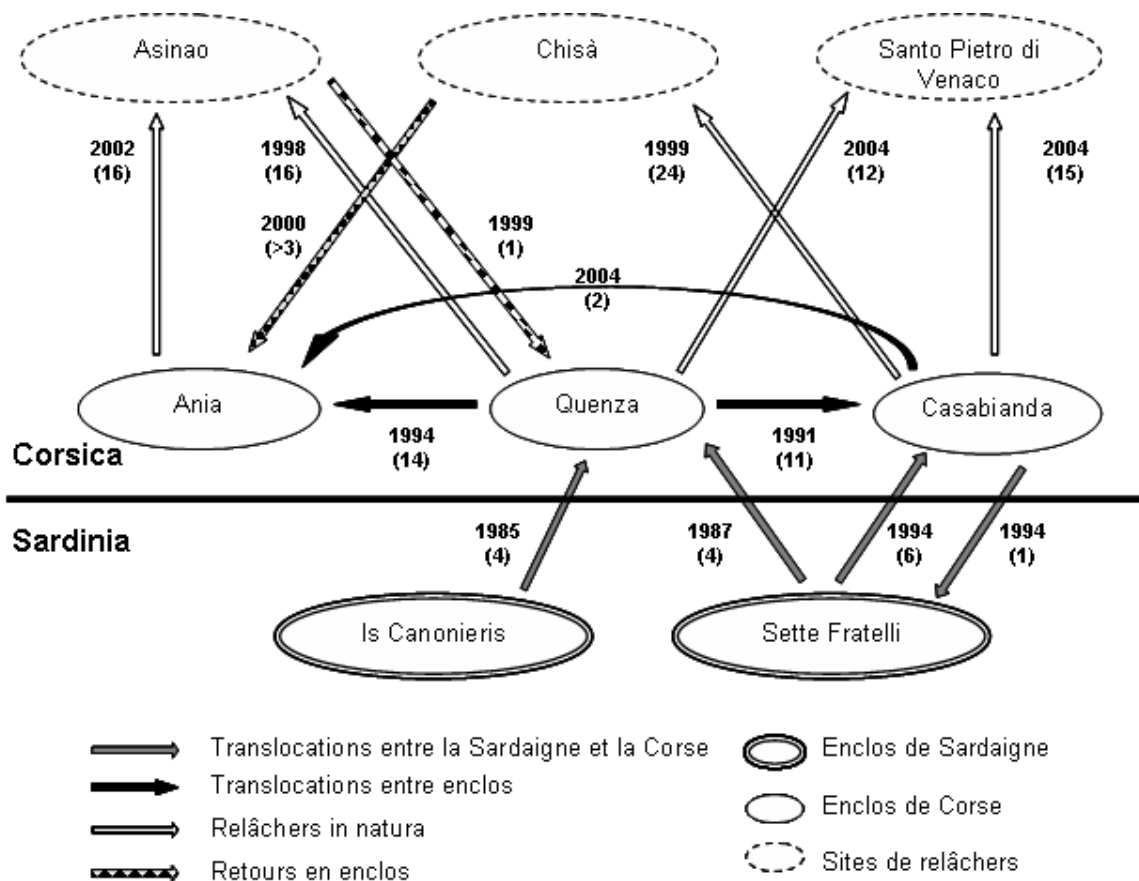
Les populations des trois enclos ne cessant de croître, un premier relâcher de 19 individus fut effectué en 1999 à partir de l’enclos de Quenza, puis un second l’année d’après de 24 animaux provenant de Casabianda. Enfin un renforcement de population *in natura* a permis d’alléger l’effectif de l’enclos d’Ania de 16 individus à l’hiver 2002.

Toutes ces opérations de translocation d’animaux, que ce soit de la Sardaigne vers la Corse, ou entre les enclos en Corse, ou encore les réintroductions *in natura*, se sont effectuées sans que soit prise une quelconque décision relative à la gestion de la diversité génétique de la population. De par les risques importants de mortalité liés à la manipulation des animaux et le nombre restreint d’individus qu’il pouvait être possible d’amener de Sardaigne, il était préférable de limiter les transferts de groupes d’individus entre enclos. De même, le choix des individus concernés par les translocations ou les réintroductions *in natura* était en grande partie un choix situationnel qui dépendait grandement du déroulement de la capture le jour *j* (certains individus ne se laissant pas enfermer dans l’enclos de reprise).

## √ Cas particuliers des retours en enclos

Le 11 janvier 2000, deux biches ont forcé la clôture et sont rentrées dans l'enclos d'Ania ; elles provenaient du lâcher effectué à I Pianuri au-dessus de Chisà le 24 février 1999. Tous les individus de ce relâcher provenaient de l'enclos de Casabianda. Ces deux femelles qui étaient gestantes ont mis bas à l'intérieur de l'enclos dès juin 2001 et se sont reproduites pendant plusieurs années dans cet enclos. D'autres femelles et faons de ce relâcher ont été aperçus près de la clôture de l'enclos ainsi que des mâles, surtout en période de rut. Il est d'ailleurs arrivé par deux fois au moins qu'un mâle provenant de Casabianda entre en force dans l'enclos d'Ania et participe probablement à la reproduction. Ainsi certains mâles étaient vus par le gérant de l'enclos, venant s'alimenter avec les autres animaux de l'enclos. Selon les informations recueillies auprès de M. Gilbert Vittori, il n'est pas impossible et ce dès septembre 2000, qu'un ou plusieurs mâles provenant du lâcher de Chisà aient pénétré dans l'enclos d'Ania au moment du rut et qu'ils aient engendré une progéniture dès l'année 2001.

M. François Orsetti a constaté un évènement semblable pour l'enclos de Quenza, où un mâle relâché sur l'Incudine en 1998 à quelques kilomètres de l'enclos, a fait un homing et a pénétré dans l'enclos. Ce retour s'est effectué durant le rut de l'année 2000 et il est mort à l'été 2002. Mais ce mâle était originaire de ce même enclos.



**Figure 100 :** Rappel des translocations d'individus et des relâchers d'animaux depuis le début du programme de réintroduction.

Ainsi, la variabilité génétique de la population de cerfs présente dans les 3 enclos, que nous avons eu l'opportunité de caractériser, est une résultante du fonctionnement interne des trois populations et des quelques opérations de transferts qui ont été effectuées (figure 100).

Les campagnes de marquage des individus débutées durant l'hiver 2002 dans les enclos de Quenza et Casabianda, ont permis de connaître chaque année les femelles qui mettaient bas. Les captures étant réalisées durant les mois de février et mars, il a été possible d'identifier quelques paires femelle/bichette ou femelle/daguet par les observations régulières réalisées avant l'apparition de la cohorte suivante. Nous avons alors essayé de déterminer, à l'aide de la génétique et pour chaque faon échantillonné, l'identité de la mère et du père. L'objectif premier était de savoir quels étaient les mâles qui avaient participé à la reproduction et dans quelle mesure chacun contribuait à la constitution de chaque cohorte.

## ***II. Matériels et méthodes***

### ***II. 1. Echantillonnage des populations***

Les analyses ont été réalisées à partir d'échantillons de peau prélevés à l'oreille des cerfs, à l'aide d'une pince emporte-pièce, lors de chaque reprise d'animaux. Les prélèvements de peau ont été effectués entre 2002 et 2006 au cours de quatre captures à Quenza (2002, 2003, 2004 et 2006), trois captures à Casabianda (2003, 2004 et 2006) et une à Ania (2002). Il n'a pas été possible de refaire des captures à Ania, les animaux ne se laissant pas enfermer dans l'enclos de reprise.

### ***II. 2. Utilisation des microsatellites***

Les microsatellites sont des séquences d'ADN composées de motifs de 1 à 5 bases répétés N fois (Bruford & Wayne, 1993) et présentent les particularités suivantes (DeYoung et al., 2003; Galak et al., 2004; Marshall et al., 1999) :

- ils sont très polymorphes (le nombre d'allèles varie fréquemment autour de six),
- ils sont abondants et répartis au hasard sur les génomes des eucaryotes,
- ils sont locus spécifiques,
- ils sont co-dominants d'où un accès possible aux fréquences alléliques,
- ils se transmettent selon la loi de Mendel,
- ils sont conservés partiellement entre deux espèces phylogénétiquement proches.

Les microsatellites sont considérés comme des marqueurs de choix pour mener des analyses génétiques dans des programmes de gestion et de conservation (Maudet *et al.*, 2002).

L'ADN a été extrait des tissus dermiques à l'aide du DNeasy™ Tissue Kit de Qiagen, basée sur l'affinité des brins d'ADN pour les grains de silice. Il a ensuite été amplifié par PCR (Polymerase Chain Reaction), la faible longueur des séquences des microsatellites facilitant

cette réaction (Queller *et al.*, 1993). Les fragments amplifiés ont été révélés par migration sur gel de polyacrylamide, les molécules se séparant en fonction de leur taille. Le génotypage a été réalisé à l'aide d'un Kit PCR multiplex, développé pour le chevreuil, à partir de 12 microsatellites bovins (*Bos taurus*), ovins (*Ovis aries*) et renne (*Rangifer tarandus*) (Galan *et al.*, 2003).

## **II. 3. Analyse des données**

### **II. 3. 1. Niveaux de variation**

Nous avons estimé les paramètres standards de génétique à l'aide des logiciels GENETIX (Belkir *et al.*, 2000) et GENEPOP (Raymond & Rousset, 1995) sur 10 des 12 microsatellites. Nous avons vérifié sur l'ensemble des individus génotypés l'absence d'allèle nul et déterminé les valeurs des déséquilibres de liaison (association non aléatoire entre allèles à différents loci) sur les 10 loci pris deux à deux avec des tests de permutations.

Nous avons tout d'abord calculé le nombre d'allèles moyen par locus et la fréquence allélique pour chaque locus. Afin de nous renseigner sur l'état panmictique des populations (équilibre d'Hardy-Weinberg) nous avons effectué un test sur permutations avec GENETIX en utilisant l'indice de Nei (1978).

L'indice de fixation  $F_{IS}$ , qui est une mesure de la consanguinité, représente le déficit en hétérozygotes intra-populationnel par rapport à une situation d'équilibre panmictique dans chaque sous-population. Pour chaque enclos et chaque sous-population, le  $F_{IS}$  a été calculé en utilisant l'algorithme de Markov du logiciel GENEPOP, le déséquilibre gamétique étant évalué pour toutes les paires. En raison du grand nombre de comparaisons nécessaires au test du déséquilibre de liaison, nous avons appliqué la méthode de correction FDR (False Discovery Rate) de Verhoeven *et al.* (2005) pour les comparaisons multiples.

L'indice de structuration  $F_{ST}$  qui permet de savoir s'il existe une divergence génétique entre unités de population, représente la variance standardisée des fréquences alléliques inter-populationnelle. Le  $F_{ST}$  (Weir & Cockerham, 1984) a été calculé avec GENETIX et la différenciation par paire a été traitée avec le programme FSTATS (Goudet, 1995) afin de tester leur significativité.

Les indices du taux d'hétérozygotie,  $F_{IS}$  et  $F_{ST}$  ont été calculés pour les populations des trois enclos et pour les sous-populations des enclos de Quenza et de Casabianda au cours des années à partir de l'an 2000. L'échantillonnage réalisé pour la population de l'enclos d'Ania n'était pas suffisant pour subdiviser la population. Les sous-populations par année définissent tous les individus présents dans l'enclos après la période de mise-bas.

Nous avons également suivi l'évolution des fréquences alléliques pour les 10 loci au cours des cinq dernières années (2001 à 2005). Pour chaque année, la population considérée était constituée de tous les individus présents dans l'enclos après la période de mise-bas.



### ***II. 3. 2. Tests d'assignation***

Dans le but d'accéder à la différenciation génétique entre les populations, les tests d'assignation ont été réalisés à l'aide du logiciel GENECLASS2 (Piry *et al.*, 2004). Ce programme (affectation génétique et détection de migrants) prend en compte les taux de mutation, qui pour les microsatellites, sont fixés à 0.0005 (Estoup & Angers, 1998). Nous avons choisi le modèle probabiliste Bayésien (Rannala & Mountain, 1997) considéré comme la méthode la plus efficace (Cornuet *et al.*, 1999). Les méthodes Bayésiennes utilisent des fonctions de probabilité particulières pour estimer les fréquences alléliques des populations de référence à partir des fréquences observables dans l'échantillon.

L'attribution est effectuée en calculant la probabilité marginale pour repérer le génotype des individus inconnus dans chacune des populations de référence selon les fréquences alléliques estimées (Ajmone-Marsan *et al.*, 2004). L'affectation est ainsi associée à une probabilité qui montre un certain niveau de confiance dans le choix d'une population ou d'une autre. Bernatchez & Duchesne (2000), ont élaboré un modèle analytique multivarié prédisant la relation entre la probabilité d'assigner des individus à leur population d'origine en fonction du nombre de locus et de la diversité allélique. Le modèle populationnel prédit une contribution additive du nombre de locus et d'allèles, peu de gain significatif étant obtenu en augmentant la diversité allélique au-delà de six à dix allèles par locus.

### ***II. 3. 3. Etude des liens de parenté***

#### ***II. 3. 3. 1. Détermination des liens de parenté***

La population de cervidés de l'enclos d'Ania a été exclue de cette étude du fait de l'échantillonnage trop faible par rapport au nombre total d'individus, ne permettant donc pas d'obtenir des résultats fiables. Afin d'éviter les erreurs et les biais dans l'analyse, nous avons éliminé les loci présentant une fréquence allélique inférieure à 0.05 et un des deux loci présentant un déséquilibre de liaison (Thompson & Meagher, 1998). La majorité des individus dont nous avons essayé de déterminer la parenté, étaient des animaux pour lesquels nous disposions de la signature génétique des parents potentiels (cerfs nés entre 2002 et 2005).

Les travaux de Bernatchez & Duchesne (2000) sur la probabilité d'attribution de parenté prédisent, en fonction du nombre de locus, de la diversité allélique et du nombre de parents potentiels, une contribution interactive entre le nombre de locus et d'allèles sur l'accroissement du succès d'assignation. Avec une diversité allélique suffisante, un nombre relativement faible de locus est requis pour atteindre un succès d'attribution de parenté élevé, même quand le nombre de parents possibles est grand.

L'analyse des liens de parenté a été réalisée avec le logiciel CERVUS V.2.0 (Marshall *et al.*, 1998) qui tient compte du nombre de parents candidats et de la proportion de parents potentiels qui sont échantillonnés. Il utilise une méthode de probabilité maximale et calcule une probabilité logarithmique de parenté (*LOD score*) (Marshall *et al.*, 1998; Slate *et al.*, 2000). Le rapport entre la vraisemblance de paternité de l'individu *i* et celle d'un individu choisi au hasard est appelé *likelihood ratio*. Le calcul du logarithme népérien de ce rapport,

appelé LOD (logarithm of the odds), permet d'additionner pour chaque individu les scores sur tous les loci étudiés (Meagher, 1986). Une valeur de LOD positive pour la désignation d'un parent signifie que ce parent potentiel est un parent plus probable qu'un autre tiré au hasard, le score le plus élevé désignant le parent le plus probable. Si le LOD est nul, l'individu sélectionné a la même probabilité d'être le père que n'importe quel autre individu choisi au hasard.

Tout parent assigné avec un LOD score négatif n'a pas été retenu. Il y a de plus des intervalles de confiance (50-80% ; 80-95% et plus de 95%) qui sont affectés à chaque parenté.

Au vue du taux d'attribution des apparentés, nous avons effectué les analyses d'apparentement en utilisant les 3 méthodes que propose le logiciel CERVUS :

- connaissant l'identité d'un des deux parents, recherche de l'autre parent potentiel le plus probable,
- recherche du parent (le père ou la mère) le plus probable sans connaître un des deux parents, parmi un groupe de mâles ou de femelles potentiels,
- recherche des deux parents les plus probables parmi un groupe de parents potentiels comprenant des mâles et des femelles.

Les 3 méthodes peuvent ensuite être déclinées en jouant sur le groupe d'individus proposé comme père ou mère potentiel, sachant qu'un mâle peut être le père de plusieurs faons pour une même année, tandis qu'une femelle ne peut être mère qu'une fois par an.

- il est possible d'inclure dans le groupe, tous les individus sexuellement matures comme parent potentiel (groupe le plus volumineux),
- le groupe peut être réduit, notamment pour les mères, aux femelles qui ont effectivement mis bas cette année là (identification certaine durant les observations),
- le groupe peut également être réduit en déclinant plusieurs fois l'analyse d'une même cohorte en retirant les paires « faons-mères » trouvés avec une probabilité supérieure à 80%.

Du fait sans doute de la faible variabilité génétique des loci utilisés, nous avons constaté que la composition du groupe de parent potentiel peut induire un « bruit » dans la détermination des apparentés pour une même cohorte. Un groupe de taille importante peut générer la diminution de la probabilité d'attribution d'un parent mais également la substitution d'un individu par un autre. Nous avons testé ce principe pour l'enclos de Casabianda et la cohorte de 2005. Il y avait alors 5 mâles de plus d'1 an dans l'enclos ainsi que 5 faons mâles de 4 mois, pendant le rut de 2004 (qui bien sûr ne sont pas en âge de se reproduire). Sur la cohorte de 10 faons, qu'ils soient seuls ou affiliés à une mère, le logiciel ne donne pas les mêmes résultats suivant le groupe de mâles proposé :

- par cinq fois des animaux identifiés comme des faons pendant le rut, se substituent en tant que père potentiel à la place de mâles matures sexuellement dont deux avec une probabilité d'attribution supérieure à 95%,
- par deux fois la probabilité d'attribution diminue pour un même mâle mature identifié dans les deux cas.

Une grande partie des parentés a été obtenue et acceptée avec une probabilité supérieure à 80% (Pemberton *et al.*, 1999). Les quelques paternités retenues avec une probabilité comprise

entre 50% et 80% l'étaient généralement du fait que le même père ressortait pour un même faon dans tous les cas de figures. Ainsi le recouplement de résultats selon différentes méthodes utilisées et les différentes compositions de groupes de parents potentiels permettait d'orienter le choix d'un père. Il a été accepté d'adjoindre une mère à un faon avec une probabilité entre 50% et 80% si elle faisait partie du pool de mères connues de la cohorte considérée et s'il n'y avait pas de double attribution de la mère. L'identification comportementale des couples « mères – faons » et la constitution connue du groupe de femelles ayant mis bas, a permis de réduire le nombre de parents potentiels et ainsi d'augmenter la fiabilité des résultats. Nous avons également retenu le parent qui ressortait à chaque fois pour un même faon (quel que fut son degré de confiance) si le LOD était positif.

### II. 3. 3. 2. Estimation de la diversité parentale

Nous avons de même travaillé sur les liens de parenté concernant les faons, de chaque enclos, nés entre 2002 et 2005, correspondant aux périodes de reproduction de 2001 à 2004. Ayant déterminé pour une majorité de faons les deux liens de parenté, nous avons regardé les associations entre femelle et mâle et plus particulièrement pour les femelles ayant engendré plus de deux faons. Nous avons alors estimé le nombre moyen de pères par faon par le calcul de la moyenne  $\bar{m}$  du ratio du nombre de pères par faon et de la déviation standard  $SD(m)$  d'une série de ratio  $m_i = p_i / f_i$  qui sont obtenus pour  $n$  individus par les formules suivantes (Cochran, 1977) :

$$\bar{m} = \frac{\sum_{i=1}^n p_i}{\sum_{i=1}^n f_i} \quad \text{et} \quad SD(m) = \left\{ \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n \left[ \frac{f_i}{\bar{f}} (m_i - \bar{m}) \right]^2 \right\}^{1/2} \quad \text{où} \quad \bar{f} = (1/n) \sum_{i=1}^n f_i$$

Durant ces quatre années, des mâles sont décédés, d'autres ont été retirés de l'enclos et d'autres encore sont devenus mâtures et/ou suffisamment âgés pour participer à la reproduction. La paternité des faons nés entre 2002 et 2005 est la résultante à la fois du fonctionnement de la population de chaque enclos et de sa gestion. Afin d'évaluer la participation des mâles, dont la paternité a été identifiée, à la production de l'ensemble des faons sur cette période, nous avons calculé l'indice de diversité de Shannon-Weaver # (Shannon & Weaver, 1963) pour l'ensemble de ces mâles dans chaque enclos, par la formule suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i (\log_2 p_i) \quad \text{où } p_i \text{ est la proportion du nombre de faons engendrés par le mâle } i \text{ sur le nombre total de faons nés entre 2002 et 2005 dont la paternité a été déterminée.}$$

$H'$  varie entre 0 où la diversité des paternités est minimale et  $H'_{max}$  ( $=\log_2 N$  avec  $N$  comme nombre total de pères) où la diversité est maximale.

Pour tenir compte de tous les mâles de chaque enclos qui pouvaient potentiellement participer à la reproduction, nous avons calculé l'indice d'équitabilité de Pielou (1966) ou indice d'équirépartition (Blondel, 1979; Zar, 1996). Il se détermine à partir de l'indice de Shannon-Weaver et a été calculé en fonction du nombre de mâles pouvant potentiellement engendrer

un ou plusieurs faons nés entre 2002 et 2005. Les mâles ainsi concernés devaient avoir passé au moins une saison de reproduction dans un enclos en étant âgé de plus de 3 ans et demi entre 2001 et 2004. L'indice d'équirépartition  $J$  représente le rapport de la diversité observée  $H'$  à l'indice maximal théorique ( $H_{max}$ ) qui caractériserait ici le fait que tous ces mâles aient engendré le même nombre de faons.

Ainsi,  $J = H' / \log_2(N)$ , où  $N$  est le nombre total de mâles potentiellement géniteurs durant cette période, varie entre 0 et 1.

### ***II. 3. 4. Correspondance des analyses de paternité et des paramètres comportementaux***

Nous avons essayé de déterminer si certains des paramètres comportementaux mesurés pouvaient influencer sur le succès reproducteur d'un mâle. Nous avons ainsi calculé le coefficient de corrélation de Spearman afin de caractériser la relation entre le succès reproducteur de chaque mâle et la série de variables suivantes :

- le rang hiérarchique du mâle,
- la proportion de vocalisations émises par un mâle durant le rut,
- la proportion de jours de dominance d'un mâle durant le rut,
- la proportion de comportements sexuels forts émis par un mâle durant le rut,
- la proportion d'actes agonistiques émis par un mâle durant le rut.

Nous avons tenu compte, dans cette analyse, des mâles de plus de 3 ans, potentiellement reproducteurs et de génotype connu, donc de paternité identifiable et dont le succès reproducteur avait été déterminé. Nous avons écarté les mâles sub-adultes MS pour le calcul des corrélations avec les variables « activité de brame » et « proportion de temps de dominance ». Nous avons en effet considéré que le calcul du coefficient de Spearman serait biaisé du fait que les mâles MS n'ont pas atteint un âge suffisant pour bramer et assumer un statut de dominant.

Le coefficient de corrélation a été calculé pour chaque année et chaque enclos lorsque la taille de l'échantillon le permettait ( $N > 4$ ).

Nous avons également regardé la distribution des paternités :

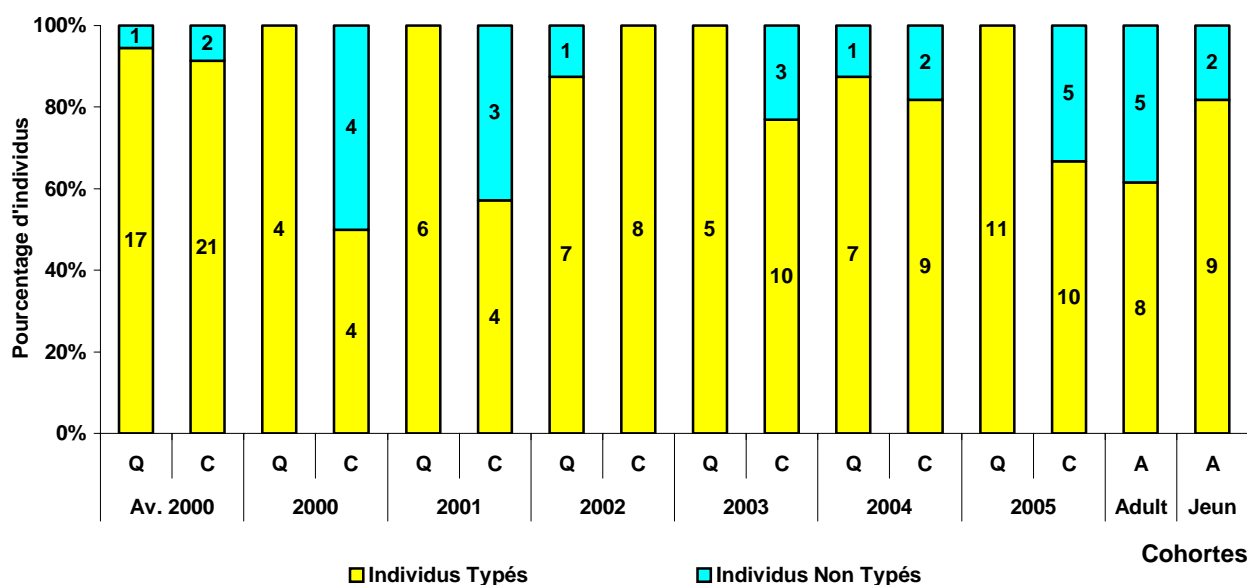
- en fonction des proportions de comportements sexuels forts reçus par chaque femelle selon les mâles dominants, quand plusieurs mâles se succédaient durant un même rut (Quenza en 2002 et 2003 et Casabianda en 2003),
- au sein des groupes résultant d'associations préférentielles (arbre hiérarchique) entre certaines femelles et un mâle en période de rut à Quenza en 2003 et 2004,
- au sein des unités de femelles (arbre hiérarchique) en période de rut à Casabianda en 2003 et 2004.

## III. Résultats

### III. 1. Population échantillonnée

Un total de 139 prélèvements a été réalisé dans les 3 enclos, 57 (sur 60 animaux) à Quenza, 65 (sur 85 animaux) à Casabianda et 17 (sur 24 animaux) à l'enclos d'Ania, soit 95% de la population de Quenza et 77,6% de la population de Casabianda présente entre septembre 2001 et avril 2006 ; et 70,8% de la population d'Ania présente en février 2002 (figure 101). Pour les populations de Quenza et de Casabianda est compté dans l'effectif total tout animal vu au moins une fois (incluant ainsi les faons aperçus puis morts quelques jours ou semaines après leur naissance).

Il est plus difficile, concernant l'enclos d'Ania, d'avoir des informations précises sur la structure et la dynamique exacte de sa population (animaux moins visibles, plus farouches, contraste du suivi notamment par captures et observations avec les deux autres enclos...). Cependant d'après les mesures et poids relevés lors de la capture en février 2002, il est probable qu'environ 5 à 6 des individus capturés soient des animaux nés à partir de juin 2000.



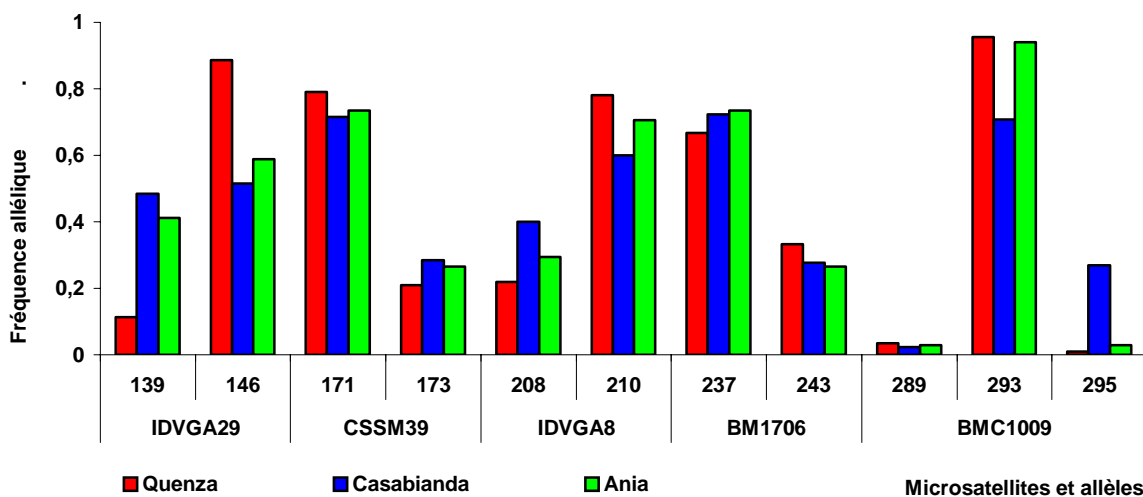
**Figure 101 :** Effectif de l'échantillonnage de la population des trois enclos (Q=Quenza, C=Casabianda, A=Ania). La population d'Ania n'est représentée que pour les individus nés jusqu'au printemps 2001, l'unique capture s'étant effectuée en février 2002.

Les prélèvements réalisés à Ania en février 2002 n'ont pas concerné les deux biches rentrées en janvier 2000 (elles étaient reconnaissables car équipées de colliers émetteurs). Cependant, il n'est pas exclu que parmi les jeunes individus capturés ce jour là, figure la progéniture de ces deux femelles de 2000 et/ou 2001. De même, un mâle de l'extérieur (donc de Casabianda) pourrait être rentré dans l'enclos et avoir participé au rut de l'année 2000 engendrant zéro à plusieurs faons en 2001. Dans tous les cas de figures, il nous est impossible de dénombrer les animaux capturés de moins de 2 ans qui auraient au moins un de leur parent (sinon les deux)

provenant du lâcher de Chisà et donc de l'enclos de Casabianda. On pourrait cependant, en recoupant toutes les informations, estimer à 6, le nombre maximum d'individus, soit 35,3% de l'échantillon.

### III. 2. Polymorphisme des populations captives de cerf de Corse

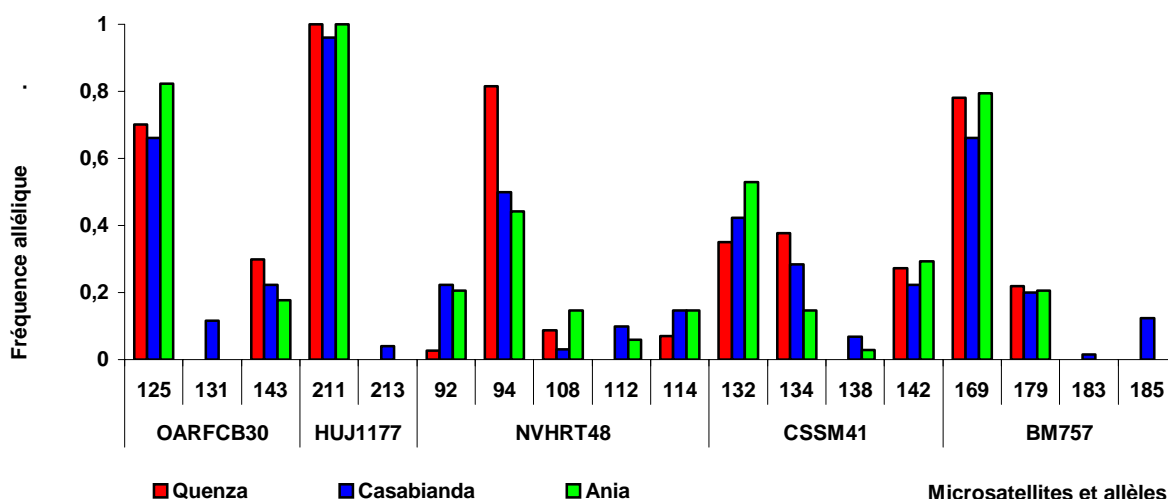
Sur les 12 microsatellites utilisés, un n'a pas été amplifié (CSSM43) et un autre s'est avéré monomorphe (BM848). Donc 10 microsatellites étaient polymorphes et utilisables. Le nombre d'allèles par locus varie de 2 à 5 avec une moyenne de 2,9 (et 2,7 si on inclue le locus monomorphe). L'analyse du déséquilibre de liaison a été significative pour les loci IDVGA29 et NVHRT48 ( $P < 0,001$  ; 0,0011 étant la valeur seuil après application de la correction de Bonferroni, annexe 14). Ces deux loci seront donc transmis ensemble plus souvent que le hasard ne le laisse prévoir.



**Figure 102 :** Fréquences alléliques dans les populations de Quenza, Casabianda et Ania, pour les 5 microsatellites dont tous les allèles se retrouvent dans les 3 populations.

Les fréquences alléliques des cinq microsatellites, dont tous les allèles se retrouvent dans les trois populations, sont assez proches pour les populations de Casabianda et Ania (sauf pour les allèles 293 et 295 du microsatellite BMC1009 ; figure 102). La population de Quenza présente des variations importantes de fréquence allélique avec les deux autres populations pour le microsatellite IDVGA29. Les allèles 289 et 295 du microsatellite BMC1009 sont des allèles rares pour les populations des enclos de Quenza et Ania, 289 l'étant également pour Casabianda.

Sur l'échantillonnage réalisé, seule la population de Casabianda possède tous les allèles de chaque microsatellite (figures 102 et 103). L'échantillonnage à Quenza étant de 95% on peut penser raisonnablement que 6 allèles sont absents dans cette population.



**Figure 103 :** Répartition des fréquences alléliques dans les populations de Quenza, Casabianda et Ania, pour les cinq microsatellites dont au moins un des allèles est absent dans au moins une des trois populations.

Quatre allèles répartis sur trois microsatellites sont manquants pour la population d'Ania, qui n'a été échantillonné qu'à 70,8% ; les deux biches du lâcher de Chisà ne faisant pas partie du groupe d'individus prélevés. NVHRT48 en déséquilibre de liaison avec IDVGA29, présente une forte différence de la fréquence des allèles entre la population de Quenza et les deux autres populations. Les allèles 213 de HUI1177 et 183 de BM757 sont des allèles rares uniquement présents à Casabianda (toujours selon l'échantillonnage réalisé). De même les allèles 131 d'OARFCB30 et 185 de BM757 n'apparaissent que dans la population de Casabianda. HUI1177 est un locus monomorphe pour les populations de Quenza et Ania.

**Tableau XXI :** Diversité génétique des trois populations captives de cerf de Corse pour les 10 loci microsatellites polymorphes : effectif de l'échantillon (n), nombre de paires de bases des allèles (taille), nombre d'allèles par locus ( $N_a$ ), hétérozygotie observée ( $H_{obs}$ ) et attendue ( $H_{exp}$ ) et indice de fixation ( $F_{IS}$ ).

Loci	Pop. totale		Pop. Quenza (n = 57)				Pop. Casabianda (n = 65)				Pop. Ania (n = 17)			
	Taille	$N_a$	$N_a$	$H_{obs}$	$H_{exp}$	$F_{IS}$	$N_a$	$H_{obs}$	$H_{exp}$	$F_{IS}$	$N_a$	$H_{obs}$	$H_{exp}$	$F_{IS}$
IDVGA29	139-146	2	2	0,193	0,204	0,054	2	0,477	0,503	0,053	2	0,588	0,499	-0,185
CSSM39	171-173	2	2	0,386	0,335	-0,152	2	0,508	0,410	-0,239	2	0,412	0,401	-0,028
IDVGA8	208-210	2	2	0,333	0,345	0,035	2	0,400	0,484	0,174	2	0,471	0,428	-0,103
BM1706	237-243	2	2	0,491	0,448	-0,097	2	0,431	0,404	-0,068	2	0,294	0,401	0,273
BMC1009	289-295	3	3	0,088	0,085	-0,029	3	0,400	0,430	0,069	3	0,118	0,116	-0,016
OARFCB304	125-143	3	2	0,526	0,422	-0,249	3	0,523	0,503	-0,040	2	0,353	0,300	-0,185
HUI1177	211-213	2	1	0,000	0,000		2	0,077	0,079	-0,033	1	0,000	0,000	
NVHRT48	92-114	5	4	0,324	0,333	-0,029	5	0,673	0,662	0,017	5	0,738	0,824	-0,120
CSSM41	132-142	4	3	0,667	0,719	-0,080	4	0,691	0,708	-0,025	4	0,629	0,706	-0,126
BM757	169-243	4	2	0,333	0,345	0,035	4	0,554	0,511	-0,085	2	0,412	0,337	-0,231
<b>Moy. pour tous les loci</b>		2,9	2,3	0,318	0,340	-0,072	2,9	0,469	0,474	-0,012	2,5	0,385	0,418	-0,088

Pour les trois populations, des loci polymorphes ont une hétérozygotie observée inférieure à celle attendue (6 loci pour Quenza, 5 pour Casabianda et 4 pour Ania). Mais aucun  $F_{IS}$  calculé n'est significatif, donc aucun locus des trois populations ne présente un écart à l'équilibre de

Hardy Weinberg (tableau XXI). Un  $F_{IS}$  négatif indique un excès d'hétérozygotes tandis qu'un  $F_{IS}$  positif un déficit d'hétérozygotes.

Sans surprise la population de l'enclos de Casabianda, qui présente le plus grand nombre d'allèles, affiche le taux d'hétérozygotie le plus élevé.

**Tableau XXII :** Niveau de différenciation  $F_{ST}$  entre paires de populations et probabilité associée (P) de déviation par rapport à zéro.

$F_{ST}$	Quenza	Casabianda	Ania
Quenza	----		
Casabianda	<b>0,076</b> (P < 0,001)	----	
Ania	<b>0,055</b> (P<0.001)	<b>0,013</b> (P=0,005)	----

L'indice de structuration  $F_{ST}$  calculé est significatif pour les trois paires de populations (tableau XXII), les plus différenciées étant Quenza vs Casabianda et les moins différenciées Casabianda vs Ania. Malgré le faible polymorphisme, les trois populations sont génétiquement différentes. On aurait pu s'attendre, selon l'historique des transferts entre enclos, à ce que la population d'Ania soit plus proche de celle de Quenza, origine de son noyau fondateur. L'intrusion de deux biches pleines, en janvier 2000 et celle d'un mâle en septembre 2000, provenant du lâcher à Chisà et donc de l'enclos de Casabianda pourrait expliquer la présence d'individus génétiquement proches de la population de Casabianda et donc le rapprochement de ces deux populations. Ce phénomène pourrait également être renforcé du fait de l'échantillonnage incomplet réalisé à l'enclos d'Ania qui biaiserait ainsi la représentation du « pool » génétique de la population.

**Tableau XXIII :** Evolution de la diversité génétique des populations de Quenza et Casabianda au cours des années. Effectif de l'échantillon (n), hétérozygotie observée ( $H_{obs}$ ) et attendue ( $H_{exp}$ ) et écart-type entre parenthèses et indice de fixation  $F_{IS}$ .

Populations	Années	n	$H_{obs}$	$H_{exp}$	$F_{IS}$
Quenza	2000	21	0.320 (±0.221)	0.306 (±0.201)	-0.050
	2001	27	0.310 (±0.214)	0.303 (±0.202)	-0.022
	2002	34	0.316 (±0.220)	0.302 (±0.205)	-0.045
	2003	36	0.308 (±0.211)	0.303 (±0.205)	-0.017
	2004	28	0.302 (±0.198)	0.306 (±0.198)	0.014
	2005	39	0.303 (±0.219)	0.289 (±0.199)	-0.049
Casabianda	2000	25	0.415 (±0.221)	0.435 (±0.211)	0.047
	2001	28	0.412 (±0.228)	0.432 (±0.212)	0.047
	2002	36	0.427 (±0.230)	0.428 (±0.214)	0.004
	2003	41	0.426 (±0.224)	0.435 (±0.215)	0.022
	2004	32	0.404 (±0.202)	0.425 (±0.204)	0.050
	2005	42	0.416 (±0.197)	0.420 (±0.200)	0.008



Année par année les deux populations de Quenza et de Casabianda à partir de l'année 2000 (après la mise-bas), demeurent en équilibre d'Hardy-Weinberg. A Quenza, l'hétérozygotie observée semble évoluer légèrement à la baisse, tandis qu'à Casabianda elle évolue de manière plus chaotique, avec une valeur très similaire entre les années 2000 et 2005 (tableau XXIII). Toutes les valeurs de  $F_{IS}$  calculées ne sont pas significativement différentes de zéro. Dans les deux populations une baisse de l'hétérozygotie est observée entre 2003 et 2004, après le relâcher à Saint Pierre de Venaco, qui accompagne une réduction de l'effectif.

**Tableau XXIV :** Différenciations par paires au sein d'un même enclos entre sous-populations au cours du temps.

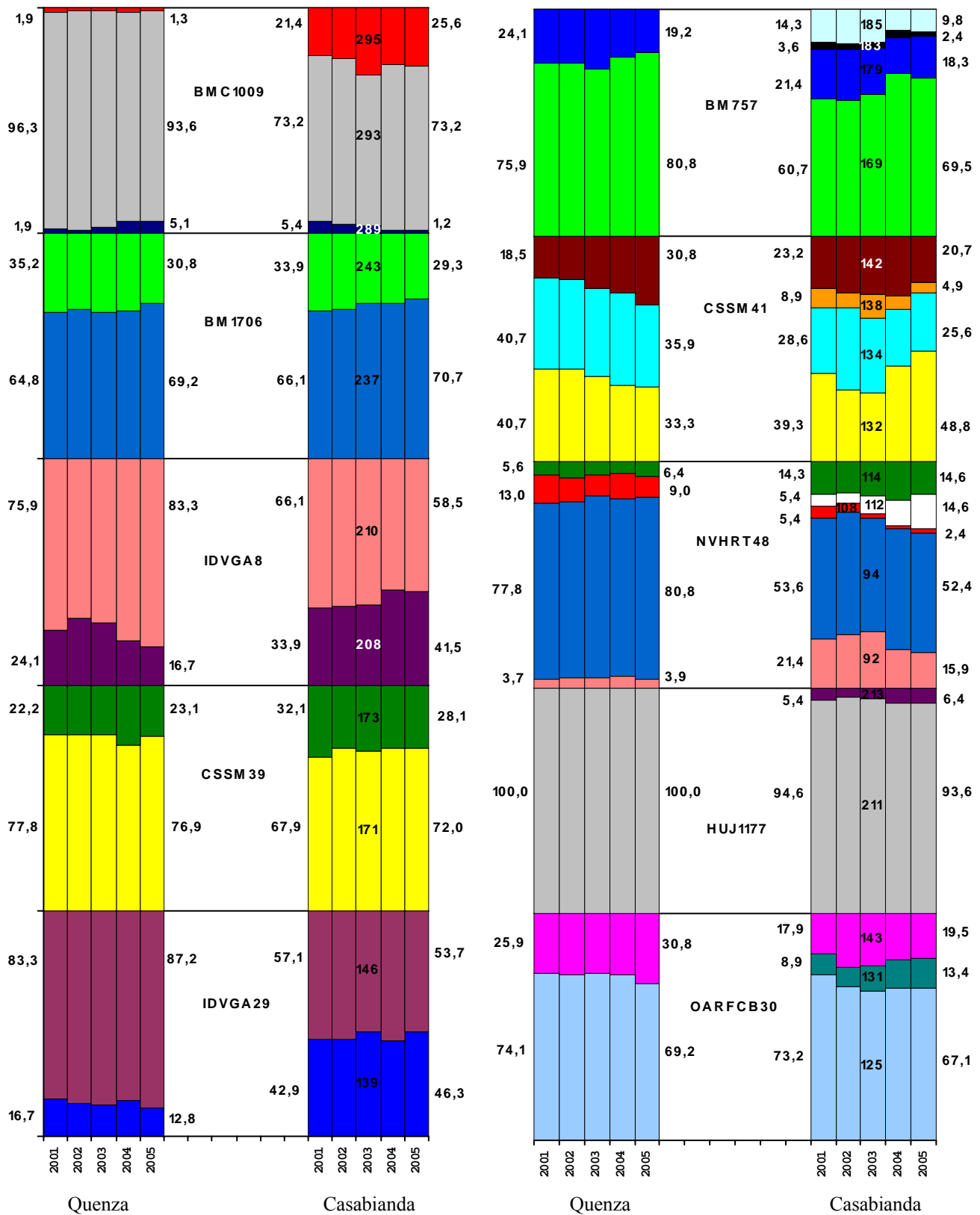
$F_{ST}$	Quenza						Casabianda					
	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2000	2001	2002	2003	2004	2005
2000	---						---					
2001	-0.017	---					-0.020	---				
2002	-0.015	-0.015	---				-0.014	-0.014	---			
2003	-0.014	-0.014	-0.013	---			-0.013	-0.013	-0.012	---		
2004	-0.010	-0.015	-0.011	-0.012	---		-0.013	-0.012	-0.007	-0.008	---	
2005	-0.004	-0.007	-0.003	-0.005	-0.012	---	-0.009	-0.008	-0.002	-0.004	-0.013	---

L'étude des  $F_{ST}$  entre années depuis l'an 2000, au sein de chaque enclos, n'a pas montré de structuration génétique particulière (tableau XXIV). Aucun  $F_{ST}$  ne diffère significativement de zéro pour les deux enclos. Ces deux populations ne présentent donc pas de signes de consanguinité et sont relativement stables dans leur structure génétique au cours des années 2000-2005.

Cinq des 10 loci étudiés comportent un nombre d'allèles plus important dans la population de Casabianda que dans celle de Quenza (figure 104, à droite). La population de Casabianda présente six allèles de plus dont la fréquence maximale ne dépasse pas 16% (allèle 185 du locus BM757 en 2002). Ces allèles sont donc assez faiblement représentés dans cette population. Sur les cinq premiers microsatellites (figure 104, à gauche), les allèles les moins représentés présentent une fréquence allélique par population assez similaire, hormis pour les allèles minoritaires 295 de BMC1009 et 139 d'IDVGA29, dont la fréquence est plus importante à Casabianda (rapport au moins de trois).

Sur les cinq premiers loci, un seul allèle minoritaire à Quenza présente une fréquence qui baisse fortement au cours des années (allèle 208 d'IDVGA8). A Casabianda c'est l'allèle rare 289 de BMC1009 qui est de moins en moins représenté. Tous les autres ont une évolution plus ou moins chaotique, leur fréquence ne subissant pas de très fortes variations.

Sur les cinq derniers microsatellites, un seul des allèles minoritaires (allèle 108 de NVHRT48) est bien plus présent à Quenza qu'à Casabianda. Ce même allèle et le 138 de CSSM41 sont les seuls dont la fréquence allélique a diminué d'environ de moitié entre 2001 et 2005 à Casabianda. Les autres allèles minoritaires varient de façon plus chaotique avec une moindre variation de leur fréquence.



**Figure 104 :** Evolution des fréquences alléliques des populations des enclos de Quenza et de Casabianda entre 2001 et 2005. Le graphique de gauche représente les cinq microsattellites dont tous les allèles sont présents dans les trois populations échantillonnées, celui de droite ceux dont au moins un des allèles est absent d'une des trois populations.

Il nous manque cependant à Casabianda le génotypage de deux individus nés en 2004 et de six individus nés en 2005. La sélection d'individus pour le relâcher de Saint Pierre de Venaco en mars 2004 s'est faite en partie sur des critères génétiques dans les deux enclos en privilégiant la conservation de tous les allèles rares. Nous n'avons cependant pas constaté de variations radicales des fréquences alléliques pour tous les allèles entre 2003 et 2004. La sélection d'après le génotypage des individus nous a permis de conserver tous les allèles rares des deux populations en enclos afin de préserver un maximum de variabilité génétique.

### ***III. 3. Tests d'assignation***

Lorsqu'un individu a une probabilité d'exclusion inférieure à 0,05 pour une population, il est considéré ne lui appartenant pas. Pour affecter cependant un individu à une population, il est nécessaire qu'il soit exclu des deux autres populations. Les probabilités d'exclusion ont été calculées pour les populations totales et les sous-populations de 2000 à 2005 avec les individus nés avant 2001, puis 2002, etc.... (annexe 15). Nous ne présenterons ci-dessous que les résultats des tests réalisés avec la population totale (qui résume bien la situation.) et concernant les individus qui présentent une probabilité d'exclusion inférieure à 0,05 pour au moins une des trois populations (tableau XXV).

61 animaux sur 139 échantillonnés (soit 43,9%) présentent une probabilité d'exclusion significative pour au moins une des trois populations. Ils seraient ainsi donc différents du « pool génétique » de la population dont ils se distinguent.

#### **√ *Individus de la population d'Ania***

Seul l'individu AMS-02 (jeune mâle) est assigné (exclu donc des deux autres populations) mais c'est à la population de Casabianda qu'il est assigné. Cinq autres animaux s'excluent eux de la population de Quenza.

#### **√ *Individus de la population de Quenza***

Aucun individu n'est assigné, mais trois s'excluent d'une population : deux de la population de Quenza et un de la population d'Ania.

#### **√ *Individus de la population de Casabianda***

32 individus sur 65 (soit 49,2%) sont assignés à la population de leur enclos actuel et aucun animal n'est assigné à une autre population

52 (soit 80% des échantillonnés) individus sont exclus de la population de Quenza, ce qui reflète bien la différenciation ( $F_{ST}$ ) la plus importante entre ces deux enclos.

63 animaux ne sont pas exclus de leur propre population ( $P > 0,05$ ) de Casabianda, seuls deux le sont et ceci vis-à-vis des deux autres populations de Quenza et Ania (ce sont deux femelles adultes CFA-05 et CM9-01)

**Tableau XXV :** Résultats des tests d'assignation des individus présentant une probabilité d'exclusion inférieure à 0,05 (cellule grisée) pour au moins une population.

Enclos	Individus	Age	Quenza	Casa bianda	Ania	Enclos	Individus	Age	Quenza	Casa bianda	Ania
Ania	AFA-01	Ad	<b>0,026</b>	0,873	0,764	Casa	CF1-02	2001	<b>0</b>	0,264	<b>0,005</b>
Ania	AFA-03	Ad	<b>0,039</b>	0,649	0,562	Casa	CF1-01	2001	<b>0,007</b>	0,454	<b>0,026</b>
Ania	AMA-01	Ad	<b>0,002</b>	0,413	0,465	Casa	CF1-03	2001	<b>0,004</b>	0,58	0,202
Ania	AMA-02	Ad	<b>0,015</b>	0,642	0,437	Casa	CM2-02	2002	<b>0,008</b>	0,946	0,308
Ania	AMS-02	Jeun	<b>0</b>	0,331	<b>0,036</b>	Casa	CM2-03	2002	<b>0,002</b>	0,83	0,116
Ania	AF0-02	Jeun	<b>0,036</b>	0,822	0,515	Casa	CM2-01	2002	<b>0</b>	0,191	<b>0,001</b>
						Casa	CF2-01	2002	<b>0,006</b>	0,38	<b>0,017</b>
Quenza	QFA-02	Ad	<b>0,001</b>	0,357	0,385	Casa	CF2-04	2002	<b>0,006</b>	0,843	0,12
Quenza	QFA-01	Ad	0,241	0,166	<b>0,046</b>	Casa	CF2-03	2002	<b>0</b>	0,22	<b>0</b>
Quenza	QM0-03	2000	<b>0,005</b>	0,796	0,139	Casa	CF2-05	2002	<b>0,024</b>	0,807	0,361
						Casa	CM3-01	2003	<b>0</b>	0,263	<b>0,004</b>
Casa	CMA-01	Ad	<b>0,002</b>	0,375	0,585	Casa	CM3-04	2003	<b>0</b>	0,099	<b>0</b>
Casa	CMA-02	Ad	<b>0</b>	0,196	<b>0</b>	Casa	CM3-02	2003	<b>0</b>	0,395	<b>0,034</b>
Casa	CMA-05	Ad	<b>0</b>	0,462	<b>0,002</b>	Casa	CF3-01	2003	<b>0</b>	0,215	<b>0</b>
Casa	CMA-03	Ad	<b>0</b>	0,661	0,074	Casa	CF3-04	2003	<b>0</b>	0,145	<b>0</b>
Casa	CFA-12	Ad	<b>0</b>	0,055	<b>0,006</b>	Casa	CF3-02	2003	<b>0</b>	0,362	<b>0</b>
Casa	CFA-13	Ad	<b>0,018</b>	0,509	0,123	Casa	CF3-03	2003	<b>0</b>	0,443	<b>0,007</b>
Casa	CFA-02	Ad	<b>0</b>	0,386	0,062	Casa	CF3-05	2003	<b>0</b>	0,628	<b>0,024</b>
Casa	CFA-08	Ad	<b>0,026</b>	0,585	0,402	Casa	CF3-06	2003	<b>0</b>	0,222	<b>0,001</b>
Casa	CFA-06	Ad	<b>0</b>	0,237	<b>0</b>	Casa	CM4-03	2004	<b>0,002</b>	0,699	0,621
Casa	CFA-07	Ad	<b>0,012</b>	0,647	0,105	Casa	CF4-04	2004	<b>0</b>	0,243	<b>0</b>
Casa	CFA-03	Ad	<b>0</b>	0,102	<b>0,001</b>	Casa	CF4-02	2004	<b>0</b>	0,902	0,211
Casa	CFA-04	Ad	<b>0,004</b>	0,103	<b>0,032</b>	Casa	CF4-03	2004	<b>0,003</b>	0,708	0,102
Casa	CFA-09	Ad	<b>0,002</b>	0,582	0,227	Casa	CF4-05	2004	<b>0</b>	0,322	<b>0</b>
Casa	CFA-10	Ad	<b>0</b>	0,47	<b>0,002</b>	Casa	CM5-01	2005	<b>0</b>	0,369	<b>0,046</b>
Casa	CFA-05	Ad	<b>0</b>	<b>0,043</b>	<b>0</b>	Casa	CM5-04	2005	<b>0</b>	0,256	<b>0,005</b>
Casa	CFA-01	Ad	<b>0,03</b>	0,649	0,05	Casa	CM5-02	2005	<b>0</b>	0,382	<b>0</b>
Casa	CM9-01	1999	<b>0</b>	<b>0,03</b>	<b>0</b>	Casa	CM5-03	2005	<b>0,006</b>	0,772	0,157
Casa	CM0-01	2000	<b>0,002</b>	0,728	0,11	Casa	CF5-05	2005	<b>0,009</b>	0,602	0,099
Casa	CM0-03	2000	<b>0</b>	0,133	<b>0,005</b>	Casa	CF5-04	2005	<b>0</b>	0,914	<b>0,032</b>
Casa	CF0-01	2000	<b>0</b>	0,158	<b>0</b>	Casa	CF5-01	2005	<b>0,021</b>	0,829	0,213
						Casa	CF5-02	2005	<b>0</b>	0,41	<b>0,046</b>

La population de l'enclos de Quenza étant à l'origine des noyaux fondateurs des deux autres enclos (partiellement pour Casabianda et totalement pour Ania), il ne paraît pas incohérent qu'aucun individu de Quenza ne soit assigné à l'une ou l'autre des trois populations et que seulement trois d'entre eux (soit 5,2%) soient exclus d'une seule population à la fois. A l'inverse mais toujours de manière cohérente, la population de Casabianda étant fondée par deux noyaux distincts de 11 individus venus de Quenza et 6 individus de Sardaigne, présente la diversité génétique la plus élevée au niveau intra-populationnelle mais aussi inter-

populationnelle vis-à-vis de celle de Quenza. La moitié des individus échantillonnés à Casabianda sont assignés à leur population et plus de 60% des animaux de cet enclos s'excluent de la population de Quenza. Tous les individus exclus de la population d'Ania le sont systématiquement de la population de Quenza, l'inverse ne se vérifiant pas, ce qui corrobore les résultats de différenciation génétique inter-populationnels qui sont la conséquence de l'intrusion d'animaux de Casabianda à Ania et de l'échantillonnage incomplet d'Ania.

L'individu AMS-02 de l'enclos d'Ania, assigné à la population de Casabianda, est un mâle dont les mesures et le poids, rendent possible son appartenance à la cohorte de l'année 2000. Il pourrait donc être le faon d'une des 2 biches du lâcher de Chisà qui aurait été saillie par un mâle également relâché, tous deux provenant de l'enclos de Casabianda. Du fait que ce soit un mâle (et non une femelle) de près de 2 ans il est assez probable qu'il ait été présent dans l'enclos de reprise alors que sa mère ne s'y trouvait pas (les deux femelles de Chisà n'ont pas été capturées ce jour là).

Les deux individus de Quenza exclus de leur population sont tous les deux porteurs d'un allèle rare NVHRT48A (92) dans cette population. De même pour les deux individus de Casabianda, ils sont chacun porteurs d'un allèle rare de leur population BMC1009 (289) et NVHRT48 (108).

Globalement, 63,4% des individus ont été correctement assignés à leur population, leur répartition dénotant une légère différence entre les populations. De plus la probabilité moyenne d'assignation d'un individu à sa population est assez basse pour Quenza et Ania, alors qu'elle est supérieure à 80% pour Casabianda. Mais Casabianda présente une forte différenciation intra et inter-populationnelle comparée aux deux autres populations. Les individus assignés avec une probabilité supérieure à 70% à une autre population que la leur, peuvent être des individus migrants (transferts entre enclos ou intrusion d'animaux relâchés pour le cas d'Ania).

### ***III. 4. Etude des liens de parenté***

#### ***III. 4. 1. Détermination des liens de parenté***

Le taux de réussite théorique, calculé avec le logiciel CERVUS, de détermination des parentés d'un jeune à un degré de confiance supérieur à 80% est assez similaire à Quenza et à Casabianda pour les femelles (52,8% vs 49,8%) mais bien inférieur à Quenza pour les mâles (64,3% vs 85,3%, tableau XXVI). Il y a en effet un effectif de pères potentiels bien plus important à Quenza, population qui présente également une variabilité génétique moins importante. A Quenza mais également à Casabianda, nous n'atteignons pas les prédictions théoriques d'une détermination à 95% pour les mâles.

La connaissance du pool de femelles ayant mis bas permet d'ailleurs d'obtenir un pourcentage d'identification plus élevé pour les mères que pour les pères et ce quel que soit le degré de confiance. Et de manière globale la détermination de parenté s'est avérée plus efficace à Casabianda qu'à Quenza, malgré une proportion d'individus non génotypés plus importante

(annexes 16 et 17). Il nous a notamment manqué le génotype d'un grand mâle adulte ayant participé en tant que dominant au rut de l'année 2003, mais qui décéda début 2004 sans avoir été au préalable capturé.

**Tableau XXVI :** Taux de réussite théorique et obtenu de la détermination de l'apparement d'un faon en fonction du degré de confiance (95%, 80% ou non résolu) pour les deux populations de Quenza et de Casabianda. Le calcul théorique pour les mères part du postulat qu'aucun des deux parents n'est connu et pour les pères, le postulat est que la mère est déjà déterminée.

	Intervalle de confiance	Mère		Père	
		% théorique	% obtenu	% théorique	% obtenu
Quenza	> 95%	17,5%	18,5%	29,0%	16,7%
	> 80%	52,8%	88,9%	64,3%	80%
	< 80% ou non résolu	47,2%	11,1%	35,7%	20%
Casabianda	> 95%	13,8%	36,6%	58,3%	35,1%
	> 80%	49,8%	93,3%	85,3%	81,1%
	< 80% ou non résolu	50,2%	6,7%	14,7%	18,9 %

Outre les quelques faons pour lesquels nous n'avons réussi à déterminer les liens de parenté, il y a eu des faons qui sont décédés dès leur plus jeune âge et des faons qui n'ont pu être capturés en 2006. Ainsi la proportion de faons dont on ne connaît aucun lien de parenté s'élève à 9,4% (3 faons sur 32) à Quenza et 19,1% (9 faons sur 47) à Casabianda pour les cohortes de 2002 à 2005.

Le taux de fécondité par femelle sur les quatre années est très variable dans les deux enclos, des femelles adultes ayant mis-bas entre une et quatre fois sur toute la période. Nous sommes parvenus à déterminer respectivement 75%, 100%, 87% et 100% des affiliations mères-jeunes des cohortes de 2002, 2003, 2004 et 2005 à Quenza et 87%, 83%, 73% et 67% à Casabianda (annexe 18). Sur l'ensemble des quatre années cette détermination des affiliations mères-jeunes s'élève à 90,6% à Quenza et 77,5% à Casabianda.

Nous avons ensuite identifié les pères de successivement 62%, 100%, 87% et 100% des faons nés en 2002, 2003, 2004 et 2005 à Quenza et 75%, 69%, 63% et 60% à Casabianda. Sur la totalité des faons nés entre 2002 et 2005, ce pourcentage de détermination est de 87,5% à Quenza (28 faons sur 32) et de 66% à Casabianda (31 faons sur 47).

Un mâle adulte de Quenza (QMA-09) et un grand mâle de Casabianda (CMA-04) n'ont pu être génotypés et donc reliés par des liens de paternité à des faons s'ils en avaient engendrés. Ces deux mâles seront donc écartés de l'interprétation des résultats. Le mâle QMA-09 de Quenza présent lors du rut de 2002 aurait pu engendrer tout au plus 3 faons. Le mâle CMA-04 de Casabianda a participé à 3 ruts (2002, 2003 et 2004) et aurait pu engendrer au maximum 10 faons sur les 3 années.

Un très vieux mâle de Casabianda (CMA-06) qui a été génotypé, sera également écarté des interprétations des résultats, car considéré, de par ses caractéristiques comportementales, comme mâle non potentiellement reproducteur. Bien qu'intégré dans les analyses réalisées avec le logiciel CERVUS, il n'a pas été identifié de faon dont il pouvait être le père.

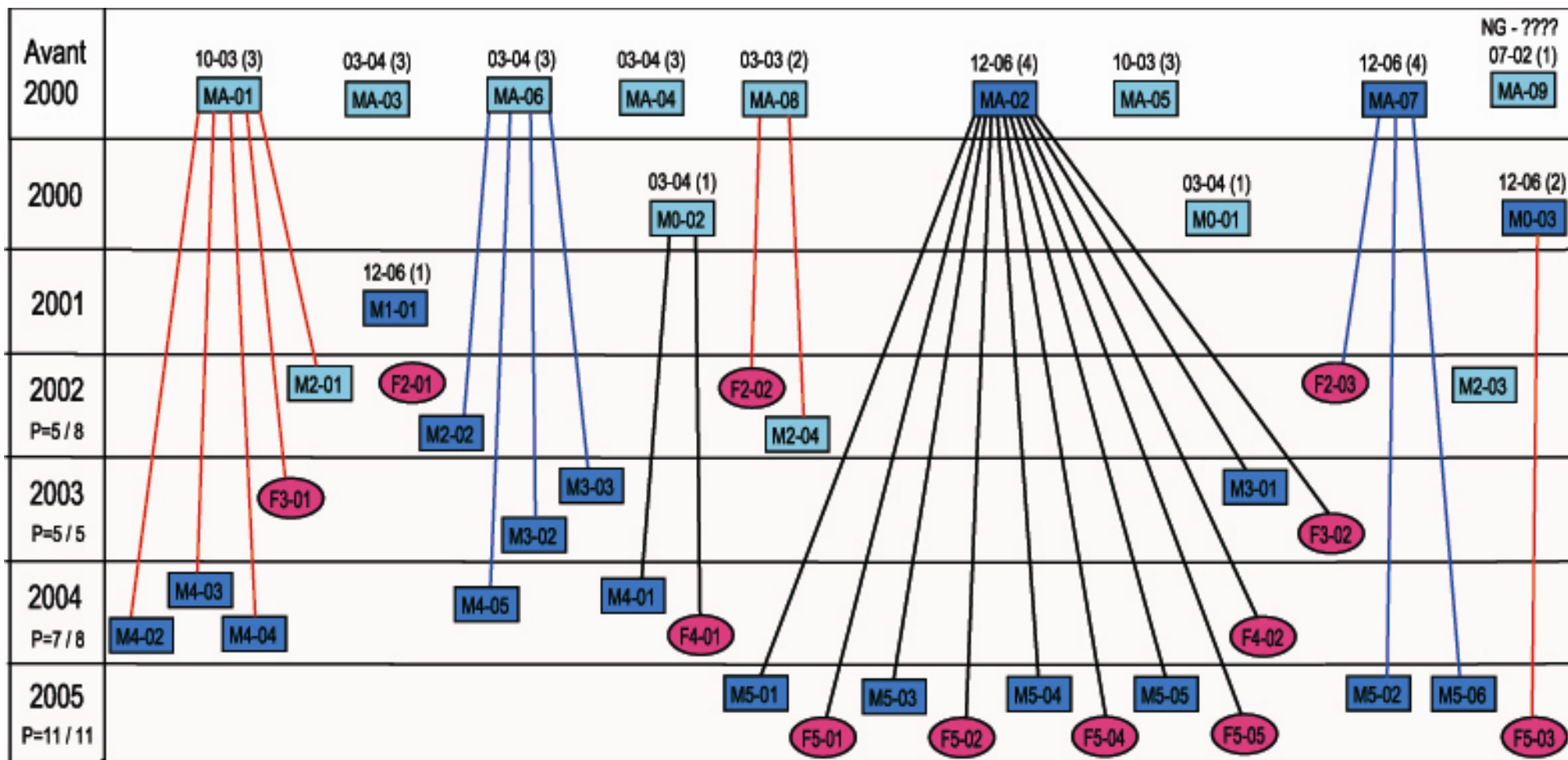
Il semblerait de prime abord que tous les mâles n'ont pas accédé à la reproduction entre 2001 et 2004 dans les deux enclos (figures 105 et 106). Les plus jeunes mâles ayant fécondé des femelles sont des sub-adultes nés en 2000, participant pour la première fois au rut à l'âge de trois ans en 2003. A Quenza, trois grands mâles (sur huit) présents durant trois ans ainsi que deux sub-adultes (sur quatre) n'ont pas engendré de progéniture sur les 28 faons dont la paternité a été déterminée. Un cas semblable a été observé à Casabianda pour un sub-adulte (sur trois) et un mâle né en 1999 (CM9-01), tous les mâles adultes présents dans l'enclos (4) ayant participé au moins une fois à la reproduction. A Quenza les 28 paternités déterminées ont mobilisé cinq mâles adultes et deux sub-adultes. A Casabianda, quatre mâles adultes et deux sub-adultes ont engendré 31 faons.

Si tous les mâles n'ont pas fécondé de femelles durant cette période, aucun n'a assuré l'exclusivité d'une cohorte quels que soient l'année et l'enclos. Nous avons en effet identifié au moins deux pères différents pour chaque cohorte de faons.

Tous les mâles qui ont été dominants durant une période de rut ont engendré au moins un faon de la cohorte de l'année suivante, excepté le mâle QMA-02, qui n'a été dominant que pendant trois jours en 2003.

Sur cette période de quatre années il y a une participation différentielle des mâles dans les deux enclos en termes de nombre de ruts passés dans l'enclos, que ce soit pour les mâles adultes (de 1 à 4 à Quenza et 2 à 4 à Casabianda) ou pour les sub-adultes (de 1 à 2 dans les deux populations). Cependant des mâles restés 2 ou 3 ans ont engendré plus de faons que certains mâles présents les quatre années dans chacun des deux enclos. Sur les cinq mâles adultes présents durant toute la période (2 à Quenza et 3 à Casabianda) aucun ne semble avoir couvert de femelles quatre années de suite (au plus 3 années).

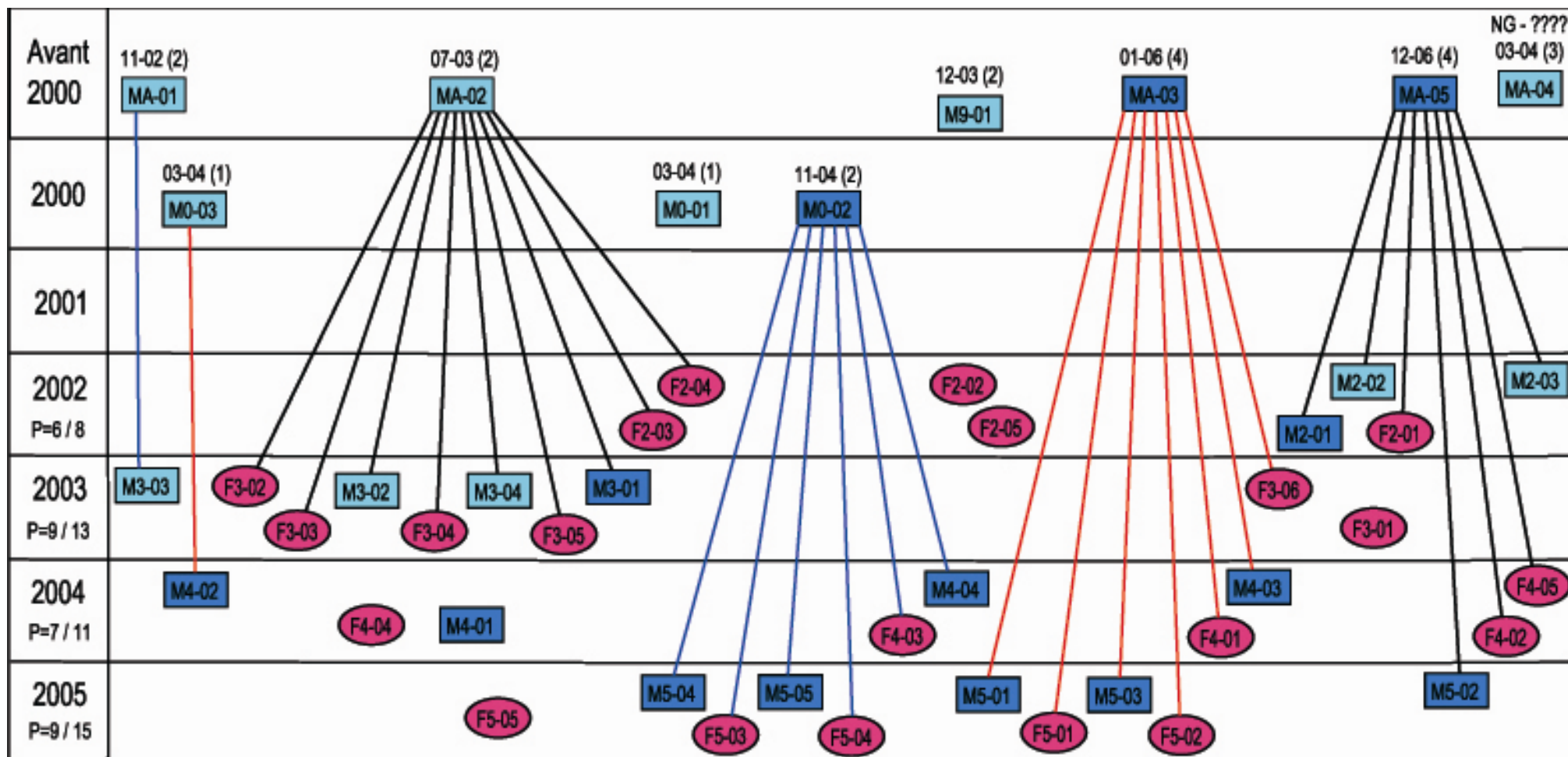
Sur le nombre total de faons sur quatre ans dont la paternité a été établie, la répartition par géniteur semble plus équilibrée dans l'enclos de Casabianda. Malgré la participation d'un mâle en plus à Quenza, le mâle adulte QMA-02 a produit une forte proportion des faons (11 sur 28). De manière globale les mâles adultes engendrent plus de faons que les mâles sub-adultes.



**Figure 105 :** Représentation graphique des paternités déterminées dans l'enclou de Quenza pour les cohortes 2002, 2003, 2004 et 2005. La date (mois-année) de fin de présence de l'individu dans l'enclou est indiquée pour les mâles nés au plus tard durant l'année 2000 ainsi qu'entre parenthèses le nombre de ruts durant lesquels il était présent dans l'enclou. Tous les faons génotypés et nés entre 2002 et 2005 figurent sur le graphique. P=X / Y est le nombre de faons à la paternité connue / nombre de faons de la cohorte de l'année. Le mâle MA-09 n'a pu être génotypé.

- Légende :**
- Mâles retirés de l'enclou ou décédés avant le rut de 2004
  - Mâles présents dans l'enclou au moins jusqu'au rut de 2004
  - Femelles





**Figure 106 :** Représentation graphique des paternités déterminées dans l’enclos de Casabianda pour les cohortes 2002, 2003, 2004 et 2005. La date (mois-année) de fin de présence de l’individu dans l’enclos est indiquée pour les mâles nés au plus tard durant l’année 2000 ainsi qu’entre parenthèses le nombre de ruts durant lesquels il était présent dans l’enclos. Tous les faons génotypés et nés entre 2002 et 2005 figurent sur le graphique.  $P=X / Y$  est le nombre de faons à la paternité connue / nombre de faons de la cohorte de l’année. Le mâle MA-04 n’a pu être génotypé.

- Légende :**
- Mâles retirés de l’enclos ou décédés avant le rut de 2004
  - Mâles présents dans l’enclos au moins jusqu’au rut de 2004
  - Femelles

### III. 4. 2. Estimation de la diversité parentale

L'étude des associations de géniteurs mâle-femelle, sur cette période de quatre années, montre que la plupart des faons issus d'une même femelle ne sont pas du même père que ce soit à Quenza ou à Casabianda (tableau XXVII). Pour les femelles ayant eu plus de deux faons entre 2002 et 2005, le nombre moyen  $\bar{m}$  de pères par faon est de 0,909 à Quenza et 0,813 à Casabianda.

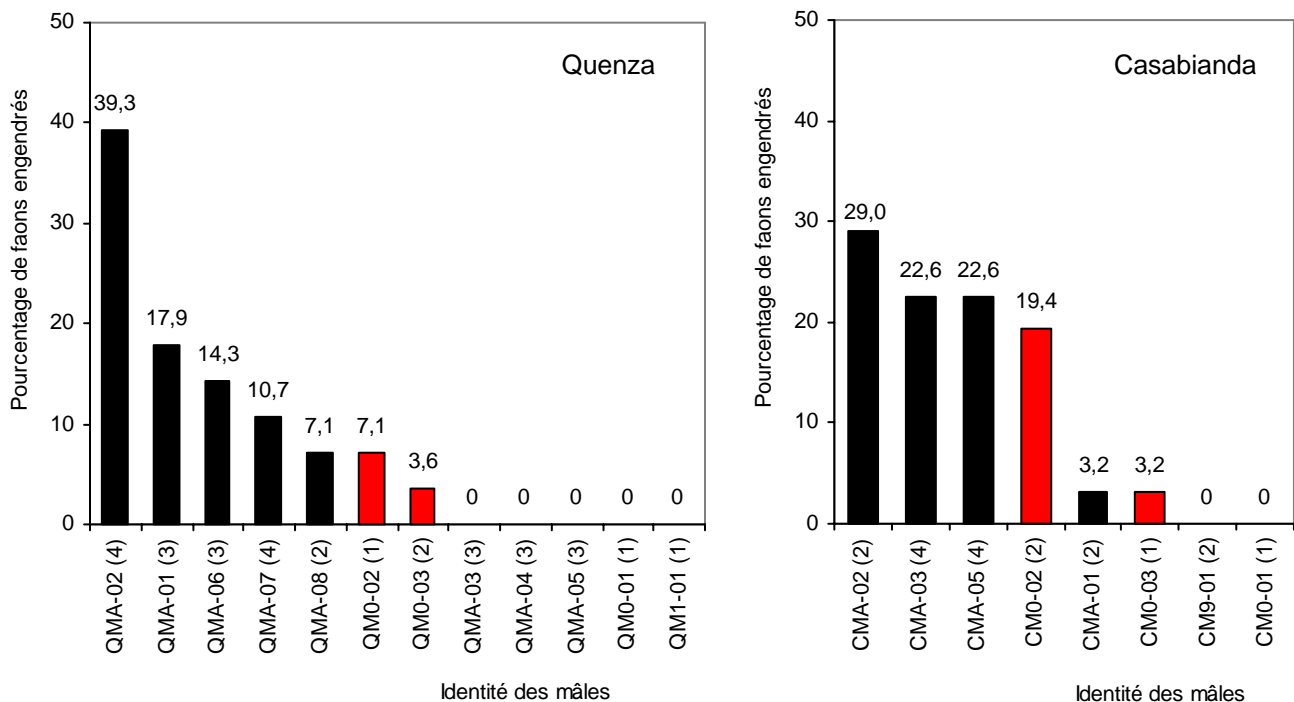
**Tableau XXVII :** Nombre de pères différents identifiés par rapport au nombre de faons engendrés pour toutes les femelles ayant eu au moins deux faons entre 2002 et 2005 à Quenza et à Casabianda.

Femelles de Quenza	Nombre de faons	Nombre de pères différents	Femelles de Casabianda	Nombre de faons	Nombre de pères différents
QFA-01	4	3	CFA-01	4	3
QFA-02	3	3	CFA-08	3	2
QFA-03	3	3	CFA-12	3	2
QF0-01	3	3	CF1-02	2	2
QFA-06	3	2	CFA-06	2	2
QFA-07	2	2	CFA-07	2	2
QFA-05	2	2			
QF2-01	2	2			
Enclos	$\bar{m}$	$SD(m)$	Enclos	$\bar{m}$	$SD(m)$
Quenza	<b>0,909</b>	<b>0,154</b>	Casabianda	<b>0,813</b>	<b>0,156</b>

Une valeur  $\bar{m}$  de 0,5 signifierait que toutes les femelles ayant eu plus de deux faons se seraient en moyenne accouplées deux fois avec le même mâle, tandis que la valeur 1 indiquerait qu'aucune femelle ne s'est accouplée deux fois avec un même mâle.

La paternité des faons sur les quatre années se répartit entre 7 mâles à Quenza et 6 mâles à Casabianda (figure 107). Une grande majorité des faons est issue des grands mâles adultes des enclos surtout à Quenza. Les mâles sub-adultes ont engendré 3 faons à Quenza (2 pour QM0-02) et 7 faons à Casabianda (6 pour CM0-02) soit respectivement 10,7% et 22,6% des faons génotypés et de paternité connue.

L'indice de diversité de Shannon-Weaver caractérisant le groupe de mâles identifiés comme reproducteurs à Quenza est de  $H' = 2,44$  et à Casabianda de  $H' = 2,27$ . Si l'on tenait compte uniquement des paternités déterminées pour chaque pool de faons, la valeur maximale de l'indice de Shannon-Weaver serait  $H'_{max} = \log_2(7) = 2,81$  pour Quenza et  $H'_{max} = \log_2(6) = 2,58$  pour Casabianda. Ainsi l'indice d'équirépartition serait de  $J = 0,87$  à Quenza et  $J = 0,88$  à Casabianda, soit une valeur très similaire entre les deux enclos.



**Figure 107 :** Pourcentage de faons engendrés par les mâles adultes et sub-adultes de l'enclos de Quenza (à gauche) et de Casabianda (à droite) pour les cohortes cumulées de 2002 à 2005. Les histogrammes en noir représentent le pourcentage de faons attribués à des grands mâles adultes et en rouge à des sub-adultes. Le pourcentage a été calculé en fonction du nombre total de faons (de paternité connue) nés entre 2002 et 2005. (X) accompagnant l'identifiant de chaque individu est le nombre de ruts durant lesquels le mâle était présent dans l'enclos.

En considérant l'ensemble des mâles de génotypes connus ayant potentiellement pu participer à la constitution d'au moins une des quatre cohortes de faons analysées, la valeur théorique maximale pour Quenza serait  $H'_{max} = \log_2(12) = 3,58$  et pour Casabianda  $H'_{max} = \log_2(8) = 3,17$  soit un indice d'équirépartition de  $J = 0,68$  à Quenza et  $J = 0,76$  à Casabianda.

Les valeurs de l'indice d'équitabilité (0,87 et 0,88) calculées avec les seuls mâles reproducteurs avérés sont très proches pour les deux enclos et caractérisent une bonne répartition des accouplements entre les mâles reproducteurs identifiés. Sous l'hypothèse de la participation probable de tous les mâles, cet indice  $J$  devient supérieur à Casabianda du fait notamment qu'une plus grande proportion de mâles a participé à la reproduction.

### III. 5. Correspondance des analyses de paternité et des paramètres comportementaux

Nous avons calculé le coefficient de corrélation de Spearman afin de caractériser un lien éventuel entre le succès reproducteur de chaque mâle et les variables suivantes : le rang hiérarchique, la proportion de brame émis, la proportion de temps de dominance et la proportion de comportements sexuels forts et agonistiques émis durant le rut (tableau XXVIII).

**Tableau XXVIII :** Table des résultats des calculs des coefficients de corrélation de Spearman et des probabilités associées, comparant la variable succès reproducteur d'un mâle avec son rang hiérarchique, sa proportion de brames émis, sa proportion de temps de dominance, sa proportion de comportements sexuels et agonistique émis durant le rut. (N est le nombre d'individus composant l'échantillon ; NS = Non Significatif).

	Quenza			Casabianda		
	N	Coefficient $R_s$	P	N	Coefficient $R_s$	P
Année 2002						
Rang hiérarchique	8	- 0,480	NS			
Activité de brame	8	0,041	NS			
Dominance	8	0,054	NS			
Comportements sexuels	8	- 0,083	NS			
Comportements agonistiques	8	- 0,539	NS			
Année 2003						
Rang hiérarchique	10	- 0,324	NS	6	- 0,309	NS
Activité de brame	7	0,538	NS			
Dominance	7	0,659	NS			
Comportements sexuels	10	0,413	NS	<b>6</b>	<b>0,814</b>	<b>0,024</b>
Comportements agonistiques	10	0,478	NS	6	0,741	NS

Une seule des probabilités associées au calcul du coefficient de corrélation de Spearman s'avère significative ( $R_s = 0,814$  ;  $P = 0,024$  ; tableau 28). Elle établit une relation positive, à Casabianda en 2003, entre la proportion de comportements sexuels forts émis par les mâles adultes et sub-adultes et le succès reproducteur. Il aurait cependant été nécessaire, pour établir un lien entre le succès reproducteur et un des paramètres testés, que la probabilité soit significative sur plusieurs années et/ou dans les deux enclos. Les résultats des tests réalisés ne nous permettent donc pas de conclure qu'il existe une relation entre les paramètres comportementaux mesurés et le succès reproducteur dans chacun des deux enclos.

Nous avons ensuite regardé la distribution des paternités en fonction des deux plus fortes proportions de comportements sexuels forts émis sur chaque femelle par les dominants. Pour cela, nous nous sommes servis des matrices utilisées pour réaliser les 3 AFC précédemment présentées (chapitre 4.II.4.2.3.). Nous avons alors pour chaque mâle dominant, déterminé les

femelles avec lesquelles ils interagissaient majoritairement par rapport aux autres mâles, durant les ruts de 2002 et 2003 à Quenza et 2003 à Casabianda (tableau XXIX).

**Tableau XXIX :** Détermination des paternités pour les femelles qui ont reçu des comportements sexuels majoritairement de la part de deux mâles dominants. Nous avons choisi pour deux mâles afin d'augmenter la taille de l'échantillon.

	Nbre de femelles fécondées par 1 des 2 mâles identifiés	Nbre de femelles approchées majoritairement par 2 mâles dominants	Pourcentage
Quenza 2002	0	5	0 %
Quenza 2003	3	7	42,9 %
Casabianda 2003	2	6	33,3 %
Total	5	18	27,8 %

L'émission de comportements sexuels forts vers une femelle de la part des deux mâles dominants, se traduit par une probabilité inférieure à 50% de paternité.

Si l'on s'intéresse à la structure sociale obtenue durant le rut à Quenza en 2003 et 2004, on constate à chaque fois que le groupe de femelles initial se scinde en deux, un grand mâle adulte s'appropriant quelques unes des femelles. Nous avons ainsi regardé les paternités de chacune de ces femelles pour vérifier si elles s'accouplaient préférentiellement avec le mâle de leur groupe. En 2003, seules 2 femelles sur 7 (soit 28,6%) se sont accouplées avec le mâle identifié dans leur groupe social. En 2004, ce sont 5 femelles sur 9 (soit 55,6%) qui ont été couvertes par le mâle de leur groupe. On ne peut donc pas établir de généralité particulière sur le fait qu'un mâle adulte, assimilé socialement à un groupe de femelles pendant le rut, soit majoritairement le père des faons des femelles de ce même groupe.

Nous avons également regardé la distribution des paternités au sein des petites unités familiales de femelles de la population de l'enclos de Casabianda. Nous n'avons pu distinguer, sur les deux années, que 4 unités familiales dont au moins deux des femelles ont mis bas un faon dont la paternité a été déterminée. Par deux fois (en 2002 et 2003) le mâle CM0-02 a couvert 2 femelles d'un même groupe. Mais par deux fois également, nous avons identifié 3 mâles différents géniteurs de 3 faons au sein d'un groupe de 3 femelles, puis 2 pères différents de 2 faons au sein d'un groupe de 2 femelles.

La taille des échantillons fait fortement défaut pour cette mise en correspondance des paramètres comportementaux avec les liens de paternité. Nous n'avons cependant pas constaté dans ces premiers résultats obtenus qu'il y ait une caractéristique comportementale observée qui nous permette de « prédire » la distribution des paternités au sein d'une cohorte de faons ou même simplement le succès reproducteur d'un mâle.

En résumé, nous avons pu caractériser selon les paramètres standards de génétique les trois populations captives des enclos. Bien que le polymorphisme génétique des trois populations soit faible, elles restent à l'équilibre d'Hardy-Weinberg. Malgré un nombre très restreint d'individus fondateurs (N=13), le fonctionnement propre aux populations conjugué à une gestion majoritairement empirique des translocations et des relâchers, ont permis de constituer trois populations qui ne présentent pas de problèmes de consanguinité. La population de l'enclos de Casabianda est celle qui présente le plus grand nombre d'allèles ainsi que le taux d'hétérozygotie le plus élevé ; elle se distingue génétiquement le plus des deux autres populations.

L'étude des liens de parenté des faons a donné de bons résultats quant à la détermination des maternités/paternités. Nous avons alors constaté pour les cohortes engendrées ces 4 dernières années :

- une majorité des femelles, ayant mis bas au moins deux fois, ont été couvertes par des mâles différents selon les années,
- un mâle n'a jamais assuré seul la production d'une cohorte entière,
- un mâle peut se reproduire plusieurs années de suite (3 années constatées au maximum)
- des mâles adultes, autres que les dominants, et même des sub-adultes se reproduisent,
- en tenant compte de tous les mâles potentiellement reproducteurs dans les enclos, l'indice d'équirépartition de la distribution de la paternité est meilleur à Casabianda qu'à Quenza sur l'ensemble des 4 années,
- aucun lien n'a pu être établi entre les paramètres comportementaux observés et le succès reproducteur des mâles.



## 6. *Discussion*





Dans cette discussion nous traiterons successivement des trois thèmes qui ont guidé notre travail :

- les caractéristiques du cerf de Corse,
- les caractéristiques des populations captives de cerfs en Corse
- le fonctionnement social des populations des enclos de Quenza et de Casabianda et leur implication au niveau de la reproduction.

## ***I. Caractérisation de la Population de Cerfs de Corse***

Vigne (Vigne, 1988), a noté qu'il ressortait de l'ensemble des descriptions des populations de cerfs de Corse et de Sardaigne (Ellerman & Morrison-Scott, 1951; Fitzinger, 1874; Lydekker, 1898; Miller, 1912; Saint Girons, 1973), qu'elles ne faisaient qu'une. Cependant, l'origine phylogénétique du cerf corso-sarde par rapport au cerf élaphe reste sujette à discussion tout comme celle du cheval de Przewalskii vis-à-vis du cheval domestique (*Equus caballus*) (Mykaa *et al.*, 2003; Wallner *et al.*, 2003).

### ***I. 1. Caractéristiques du cerf élaphe corso-sarde***

#### ***I. 1. 1. Caractéristiques communes observées avec l'espèce cerf élaphe***

##### ***✓ Le cycle biologique***

Nos observations régulières des populations captives de cerfs de Corse nous ont permis de décrire son cycle biologique tout au long de l'année et d'effectuer ainsi une comparaison avec celui bien documenté du cerf élaphe continental. Le cycle biologique du cerf de Corse décrit à partir de nos observations régulières (chapitre 3.II.2.) et le cycle biologique du cerf élaphe présenté en détail par Bonnet & Klein (1991), sont en tous points très semblables. L'homologie se retrouve à la fois entre les différentes phases principales qui composent ce cycle et également pour la période de l'année et la durée auxquelles apparaissent et se déroulent ces différentes phases.

##### ***✓ Le répertoire comportemental***

Tous les comportements qui ont été observés chez le cerf de Corse durant ces trois années ont été auparavant décrits chez le cerf élaphe (Bonnet & Klein, 1991; Cap, 2006; Clutton-Brock *et al.*, 1982; Recuerda & Arias De Reyna, 1980). Le répertoire comportemental actuellement établi pour le cerf de Corse fait partie intégrante du répertoire comportemental du cerf élaphe continental.

### ✓ *Les vocalisations*

L'étude des vocalisations a révélé de réelles différences (nous y reviendrons ci-après), mais également de fortes similitudes, pour les mâles, tant dans le comportement que dans le contexte d'émission (Fitch & Reby, 2001; Reby, 1998; Reby & McComb, 2003b). Les trois types de brames (brame commun, aboiement de charge et aboiement d'alarme) observés en enclos durant les périodes de reproduction à Quenza et à Casabianda ont déjà été décrits chez le cerf élaphe (Fitch & Reby, 2001; Reby, 1998; Reby & McComb, 2003b). L'analyse des vocalisations des mâles a montré également une homologie dans la structure acoustique des signaux sonores émis par les deux taxons (Reby & McComb, 2003a).

## ***I. 1. 2. Particularités distinctives observées chez le cerf corso-sarde***

### ✓ *Caractéristiques morphologiques*

Il existe tout une série de descriptions du cerf en Corse avant sa disparition, qui s'avère être très proche, au niveau du phénotype, du cerf réintroduit et différent du cerf élaphe européen par les caractéristiques suivantes.

- *Une plus petite taille (Buffon & Daubenton, 1756; Erxleben, 1777)*

Nous avons mesuré des hauteurs au garrot sur les individus captifs qui sont dans les ordres de grandeurs donnés par Cetti (1774), Miller (1912) et Vigne & Marinval-Vigne (1988), soit 75 à 80cm pour les femelles et moins de 110cm pour les mâles. Les femelles adultes de la population de Sardaigne présentent des hauteurs au garrot de 82 à 84cm et les mâles adultes de 100 à 105cm (Beccu, 1993). De même, les poids relevés lors de nos captures, ne dépassent pas 120 kg pour les mâles et 83 kg pour les femelles, Beccu (1993), indiquant des poids similaires pour la population de cerfs en Sardaigne (70 à 80kg pour les femelles et 105 à 120 kg pour les mâles).

Chez le cerf élaphe continental, le poids moyen oscille entre 90 et 130kg pour la femelle et entre 170 et 220kg pour le mâle, avec des hauteurs au garrot respectives de 100 à 120cm et de 110 à 130cm (Bonnet & Klein, 1991). Le cerf corso-sarde est reconnu comme étant le plus petit des cerfs élaphe (Zachos *et al.*, 2003), le plus proche par la taille étant le cerf de Berbérie (*Cervus elaphus barbarus*) algéro-tunisien qui est légèrement plus grand (Vigne, 1988). Muller & Hajib (1996) ont en effet relevé des poids de 80 à 120kg pour les femelles et 140 à 200kg pour les mâles de cerf de Berbérie.

- *Une morphologie plus trapue avec des pattes plus courtes (Buffon & Daubenton, 1756; Cetti, 1774)*

Vigne (1988), a réalisé une étude au sein du genre *Cervus*, de la variation du rapport « longueur condylo-basale / longueur des métapodes ». Il a ainsi établi que *Cervus elaphus corsicanus* se distinguait très fortement de tous les autres représentants non insulaires d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Asie, par une tête relativement grosse. Il a également constaté que cette allométrie se retrouvait chez *Megaloceros (Nesoleipoceros) cazioti* (Pereira, 2000) et *Megaloceros cretensis* qui sont deux mégacéros nains insulaires respectivement de Corse et de Crète.

- *La présence d'un seul andouiller basilaire (Gervais, 1854; Joleaud, 1913; Joleaud, 1925)*

Alors que le cerf élaphe possède deux andouillers basilaires, nous avons également constaté la présence d'un seul andouiller basilaire dont Vigne (1988) décrit, à l'examen de trophées provenant de l'ancienne population de cerfs en Corse, la position dans le plan parasagittal dirigé vers le haut et légèrement vers l'extérieur. Il établissait déjà la nature de cet andouiller en tant qu'andouiller de massacre et notait l'absence, sur tous les merrains étudiés, de l'équivalent du surandouiller. Nous avons observé des variations du développement de ces bois arborant une conformation plus ou moins complexe selon les individus et les années. Les jeunes mâles peuvent ne présenter parfois que des « embryons » d'andouiller (petites bosses arrondies) tandis que d'autres ont des andouillers bien développés et pointus. Chez les mâles adultes, la ramification terminale peut varier d'une seule pointe à une empauure distincte en passant par une enfourchure plus ou moins développée. Les plus grandes ramures en Corse ont pour le moment été retrouvées *in natura*, issues d'individus relâchés ou nés en milieu naturel, mais elles ne présentaient pas de surandouiller. Enfin, tous les bois observés de cerf corso-sarde sont plus petits et moins ramifiés que les bois portés par les grands cerfs du continent.

- *Un pelage plus sombre notamment en hiver (Fitzinger, 1874; Lydekker, 1898; Miller, 1912)*

Cette distinction constituerait semble t-il la différence la moins avérée entre le cerf élaphe corso-sarde et le cerf élaphe européen. Vigne (1988), mentionne ce caractère comme une tendance qui demanderait à être confirmée par l'étude d'un échantillon d'individus plus important, d'autant plus que les variations de pigmentation vont du jaune-brun au noir chez le cerf élaphe du continent (Bonnet & Klein, 1991).

### ✓ *Les vocalisations*

Outre les homologues observées au niveau des vocalisations émises par le cerf corso-sarde et le cerf élaphe, nous avons également constaté de grandes différences entre les deux cerfs. Le « harsh roar » connu chez le cerf élaphe, typique par la posture que le mâle prend avant de vocaliser (cou tendu et larynx étiré), le ton « éraillé » du signal sonore et la série de « grognements » qui précède ou termine la vocalisation (Reby & McComb, 2003b), ne connaît pas d'équivalent chez le cerf de Corse. De plus, contrairement à ce que l'on pouvait attendre du fait de la taille plus petite du cerf corso-sarde, les fréquences fondamentales des vocalisations de ce dernier sont inférieures à celles mesurées chez le cerf élaphe, surtout pour les mâles (40,1 vs 106,9Hz). Enfin, alors que ces fréquences sont très similaires pour le mâle et la femelle chez le cerf continental (106,9 vs 108,3Hz) (Reby & McComb, 2003b; Vankova & Malek, 1997), elles sont marquées par un fort dimorphisme sexuel chez le cerf corso-sarde (40,1 vs 91,2Hz, chapitre 3.1.4.).

## ***I. 2. Statut de Cervus elaphus corsicanus***

Sans prétendre répondre à la question de la classification de *Cervus elaphus corsicanus* en tant que sous-espèce, variété ou écophénotype nous discuterons du questionnement autour de son statut.

### ***I. 2. 1. Origines controversées de Cervus elaphus corsicanus***

Il semblerait selon Vigne (1988), qu'Erxleben (1777) ait choisi de caractériser le cerf corso-sarde, d'après les différences observées au niveau de la taille et de la couleur du pelage, comme une variété (*Cervus elaphus var. corsicanus*), appellation reprise et présentée en tant que sous-espèce par la suite par de nombreux auteurs.

La présence de *Cervus elaphus corsicanus* dans les îles corso-sardes semble être un phénomène plutôt récent dont l'origine n'est pas encore très bien déterminée. Voici les trois origines différentes qui sont actuellement envisagées et discutées pour le cerf corso-sarde :

- *Une provenance d'Europe de l'Est*

Une étude génétique sur la différenciation de l'ADN mitochondrial portant sur 70 échantillons sanguins de cerfs élaphe répartis sur 15 sites géographiques a été réalisée par Hartl *et al.* (1995). Trois de ces échantillons ont été prélevés sur des cerfs de Sardaigne et, il semblerait que le cerf élaphe de Sardaigne soit très proche de celui peuplant le sud de la Bulgarie. La relation entre les haplotypes pour ces échantillons pourrait provenir d'un ancêtre lointain commun mais il faudrait, pour tester cette hypothèse, élargir le panel des populations échantillonnées. Une piste cependant, est que l'origine de certaines populations de cervidés de Bulgarie pourrait être *Cervus elaphus maral* que l'on retrouve en Turquie, au Caucase et en Iran. Il est établi par Sanges (1987), que le mouflon (*Ovis gmelinii*) était absent des îles de l'ouest de la Méditerranée, et Geddes (1985), pense qu'il y aurait été importé sur les îles par les colons venus du Proche Orient. Considérant l'apparition contemporaine de *Cervus elaphus corsicanus* sur ces îles et d'après ses résultats, Hartl *et al.* (1995), pensent qu'il fut tout comme le mouflon, importé du Proche Orient.

- *Une provenance d'Italie*

Zachos *et al.* (2003) ont réalisé une analyse sur les microsatellites et sur la région de contrôle de l'ADN mitochondrial, avec des échantillons provenant de cinq populations (une d'Espagne, deux d'Italie, une de Bulgarie et une de Sardaigne). Les deux méthodes employées donnent des résultats divergents, l'étude des microsatellites (méthode peu appropriée pour la phylogénie) rapprochant les cerfs de Sardaigne de la population de Tarvis en Italie (*Cervus elaphus hippelaphus*), l'autre les situant proches des cerfs d'Espagne. Depuis, Hmwe *et al.* (2006) ont effectué un séquençage de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial, prélevé sur des populations du sud de l'Europe (Sardaigne, Espagne, Italie, Bulgarie, Serbie, Roumanie). Ils confirment alors le rapprochement de la population de cerfs de Sardaigne avec une population relictuelle de cerfs d'Italie, plus précisément de Mesola, une commune de la province de Ferrare au nord.

Il faut cependant préciser que ces analyses génétiques réalisées dans ces travaux n'incluaient pas d'échantillons provenant du cerf de Berbérie.

- *Une provenance d'Afrique du Nord*

Se basant sur des critères phénotypiques, Flerov (1952) et Lydekker (1898), affirmaient que les cerfs de Sardaigne, de l'Afrique du Nord et du Sud de l'Espagne appartenaient à une même sous-espèce. Puis deux études récentes (Ludt *et al.*, 2004; Pitra *et al.*, 2004) effectuées sur le gène du cytochrome b de l'ADN mitochondrial de 33 taxa de Cervinae, classent *Cervus elaphus corsicanus* comme une sous-espèce distincte du cerf élaphe. Ces deux études utilisent des taxons différents, mais ont en commun *C. e. corsicanus*, *C. e. barbarus* et *C. e. hispanicus*, ce qui permet d'éprouver la robustesse des liaisons terminales. Elles associent toutes deux le cerf corso-sarde et le cerf de Berbérie dans un même clade distinct du cerf élaphe mais divergent sur la proximité avec *Cervus elaphus maral* et l'interprétation taxonomique espèce/sous-espèce

Selon Vigne (1988), l'appartenance du cerf corso-sarde à l'espèce *Cervus elaphus* L. ne fait pas de doute, comme le confirment Randi *et al.* (2001), et il ne saurait être rapproché, comme le maintiennent Joleaud (1926) et Groves (Comm. Pers. in Geist, 1998), du cerf de Berbérie (*Cervus elaphus barbarus* Bennett, 1833) d'Afrique du Nord, qui aurait été amené par les Phéniciens. Vigne & Marinval-Vigne (1988) centrent le débat sur la distinction ou non d'une sous-espèce tyrrhénienne. Ils écartent tout d'abord, à juste titre, les critères de couleur et de conformation des bois ainsi que de pigmentation du pelage, trop variables parfois même au sein d'une population. Vigne & Marinval-Vigne (1988) expliquent la convergence, de la réduction de la taille du cerf corso-sarde et de Berbérie, par le système de cline Nord-Sud décrit par Pietschmann (1977) chez le cerf élaphe. Ils précisent cependant qu'elle ne justifie pas l'allométrie caractéristique du cerf corso-sarde, qui lui donne son aspect « trapu », l'insularité pouvant être à l'origine de cette distinction. Il est en effet connu dans les phénomènes de « nanisme insulaire » chez les grands mammifères (Meiri *et al.*, 2004; Raia & Meiri, 2006) qu'il ne s'agit pas d'une réduction isométrique de la taille des individus. Thaler (1973), dit que « l'éléphant nain n'est pas un simple modèle réduit de l'éléphant normal », le crâne étant proportionnellement moins réduit que le corps. Buffon & Daubenton (1756), pour avoir élevé un jeune cerf de Corse sur le continent, a par ailleurs fait remarquer que ce « nanisme insulaire » était entièrement réversible, l'animal étant devenu au moins aussi grand que les cerfs du continent. S'appuyant sur cette expérience, Vigne & Marinval-Vigne (1988) considèrent que cette allométrie réversible n'a pas de réelle valeur comme critère de distinction sub-spécifique, et préfèrent ainsi parler d'éco-phénotype ou de variété.

## ***I. 2. 2. Ecoutons la Voix du cerf de Corse***

### ***I. 2. 2. 1. Théorie de l'acoustique***

La théorie « *source filtre* » de la production vocale humaine, développée par Fant (1960), est appliquée aux mammifères non humains. Cette théorie prédit que la structure spectrale d'une vocalisation est le résultat du passage dans le tractus vocal (*le filtre* composé de l'ensemble des cavités supra-laryngées : pharyngale, buccale et nasale) du signal émis au niveau du larynx par la *source* constituée de la soufflerie (poumons) et de l'excitateur (cordes vocales) (Fant, 1960 ; Titze, 1994). La vibration des cordes vocales, ainsi que les éventuelles

constrictions ou occlusions du conduit vocal, génèrent des sources acoustiques sous forme d'ondes aéroacoustiques qui vont se propager dans le conduit vocal et rayonner aux lèvres vers le milieu extérieur. Les articulateurs (langue, lèvres, maxillaires, dents, palais, voile du palais, larynx) peuvent modifier la configuration du conduit vocal et ses propriétés acoustiques. Le conduit vocal agit comme un résonateur, en accentuant certaines fréquences qui sont appelées formants.

Ce modèle de la phonation humaine s'appuie sur l'hypothèse très forte que les parties « source » et « filtre » sont indépendantes l'une de l'autre. Tandis que les caractéristiques de la « source » vont déterminer la fréquence fondamentale et les harmoniques, les caractéristiques du filtre vont eux déterminer l'enveloppe spectrale décrivant la répartition de l'énergie sonore sur les différents harmoniques (Reby, 2001). La fréquence fondamentale diminuerait alors avec l'augmentation de la longueur et de la masse des plis vocaux, tandis que la hauteur et l'espacement des fréquences de résonance diminueraient avec l'augmentation de la longueur du tractus vocal (Fant, 1960 ; Fitch, 1997; Titze, 1994 ).

### ***I. 2. 2. 2. L'acoustique du cerf de Corse***

Chez certains cervidés polygynes comme le Daim (*Dama dama*), le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le Wapiti (*Cervus canadensis*), les mâles arborent un larynx proéminent au milieu de la partie ventrale du cou, à une position nettement inférieure à celle décrite chez la plupart des mammifères, à l'exception de l'espèce humaine (Lieberman, 1984; Negus, 1949). Lors de l'émission de brames ou de raires, la descente du larynx le long du cou apparaît alors clairement.

Reby & McComb (2003a), ayant analysé 42 tractus vocaux de cerfs élaphe de l'île de Rhum en Ecosse, ont pu mettre en relation les dimensions de l'appareil vocal avec le poids des individus. Ils ont ainsi trouvé une corrélation entre l'espacement des fréquences des formants (donc la longueur du tractus vocal) avec le poids de l'animal, mais aucune relation avec la fréquence fondamentale. Ces résultats concordent, avec les analyses des brames du cerf élaphe continental, dont le poids moyen est très largement supérieur à celui du cerf d'Ecosse, mais dont les vocalisations présentent des valeurs de fréquence fondamentale identiques. Des mâles de cerf d'Ecosse (*C. elaphus scoticus*) évoluant *in natura* sur l'île de Rhum dont le poids moyen (125kg) est assez proche de celui du cerf de Corse (90kg), et des mâles de cerf élaphe continental (*C. elaphus hippelaphus*) élevés en ferme et pesant en moyenne 210kg, vocalisent à la même fréquence fondamentale moyenne de 107Hz (Reby et al., 2006; Reby & McComb, 2003b).

Or, nos analyses ont montré que le cerf corso-sarde brame à une fréquence fondamentale moyenne presque trois fois plus basse que le cerf élaphe écossais ou continental, témoignant ainsi de caractéristiques particulières de la « source » de son tractus vocal.

### ***I. 2. 2. 3. Une hypothèse à préciser***

Deux des critères exposés précédemment distinguent fortement le cerf corso-sarde du cerf élaphe continental : l'allométrie et la fréquence fondamentale des vocalisations. Cette différence au niveau des vocalisations apparaît également chez la biche corso-sarde qui

présente elle aussi un écart de taille et de poids par rapport à la biche du cerf élaphe européen. En termes de réduction de taille (les deux sexes présentant une allométrie), les poids moyens des mâles et des femelles adultes, laissent supposer que chez le cerf corso-sarde, le mâle a subi une plus forte réduction de taille (ratio d'environ 0,45 pour les mâles et 0,55 pour les femelles). Nous avons donc d'un côté une réduction différentielle intersexe chez le cerf corso-sarde et une diminution différentielle de la fréquence fondamentale des vocalisations par rapport au cerf élaphe (40,1 vs 107 Hz pour les mâles et 91,2 vs 108,35Hz pour les femelles). La dissection de trois tractus vocaux (de deux mâles et d'une femelle) a mis en exergue un dimorphisme sexuel important des plis vocaux, ceux des mâles étant particulièrement épais (même par rapport à ceux du cerf élaphe continental), corroborant l'hypothèse d'hypertrophie du larynx, au vu des résultats des analyses des vocalisations. La longueur des cordes vocales ne semble, quant à elles, ne pas présenter de différences particulières avec celles du cerf élaphe continental.

D'après Henrich (Comm. Pers.), il est possible que les vocalisations du cerf de Corse soient caractérisées par un mode de fonctionnement particulier, le « mécanisme laryngé M0 », qui dénote un « quotient ouvert » lui aussi particulier. Le quotient ouvert est une mesure d'ouverture des cordes vocales par rapport à la fréquence de vibration (Henrich *et al.*, 2005), et sera particulièrement faible en mécanisme M0. Les cordes vocales seront alors ouvertes durant un temps très court par rapport à la période et seront donc en contact beaucoup plus longtemps. Ces valeurs de quotient ouvert dénotent par ailleurs une pression de seuil nécessaire au niveau sous glottique, plus faible (Titze, 1992). De plus, selon Sciamarella & D'Alessandro (2004), il est probable que le contrôle des muscles laryngés soit en partie dépendant de la pression sousglottique insufflée par la trachée pulmonaire.

La configuration de la « source » constituée de la soufflerie (poumons) et de l'excitateur (cordes vocales), dont résultent les fréquences fondamentales, paraît alors très différente chez le cerf de Corse. L'hypothèse est que les caractéristiques anatomiques de l'ensemble soufflerie/excitateur (dont les relations sont complexes) pourraient avoir variées entre elles, de façon différentielle par la réduction allométrique, et être à l'origine des spécificités acoustiques de la biche et du cerf corso-sarde.

Cette hypothèse nous est apparue notamment en considérant les vocalisations du wapiti qui sont très aiguës (la fréquence fondamentale pouvant atteindre plus de 2000Hz), qui lui semble (mais c'est à confirmer) présenter une allométrie inverse à celle du cerf de Corse : une petite tête par rapport à la taille du corps.

#### ***I. 2. 2. 4. Apports de l'approche par la bioacoustique***

L'étude des signaux sonores émis par les êtres vivants aide maintenant le systématique à identifier et différencier des espèces (Le Guyader, 2002; Sueur & Boistel, 1998), ou à reconstituer l'arbre phylétique d'une famille d'espèces (Baptista & Gaunt, 1997; Macedonia & Stranger, 1994). Cap (2006), a montré pour les Cervidae que les comportements et les vocalisations (structure et paramètre bioacoustiques) permettait de construire des arbres phylogénétiques tout aussi probants que les caractères utilisés traditionnellement (morphologiques et moléculaires). Chez les mammifères comme le Galago (*Galago*) en Afrique, les vocalisations, associées à d'autres critères, ont permis de distinguer seize espèces

au lieu des six initialement définies (Courtenay & Bearder, 1989; Harcourt & Bearder, 1989; Zimmermann et al., 1988). Chez les oiseaux, les vocalisations reflètent les variations morphologiques et/ou comportementales qui pourraient permettre de différencier des sous-espèces voire même des populations présentant des « variations culturelles », comme chez l'étourneau (Adret-Hausberger, 1984; Adret-Hausberger & Jenkins, 1988). Elles pourraient également aider à étudier le fonctionnement des populations, en fournissant des outils de reconnaissance sonore permettant de caractériser les sous-populations et leurs dynamiques (Joachim, 1996; Joachim & Lauga, 1996). C'est sur la base de vocalisations, notamment sur le chant des mâles chez certains oiseaux comme les pouillots véloces (*Phylloscopus collybita*) et les pouillots fitis (*Phylloscopus trochilus*), qu'a été établi un diagnostic de spéciation alors que l'on a longtemps pensé qu'elles formaient, de par leur ressemblance, une seule et même espèce (Le Guyader, 2002). Elles se ressemblent en fait très fortement, ont des aires de répartition commune mais ne sont pas interfécondes.

Pour en revenir aux cervidés, Long *et al.* (1998), ont constaté, par le biais de l'analyse des vocalisations émises par un hybride *cerf sika* x *cerf élaphe*, qu'elles présentent des caractéristiques intermédiaires à celles connues chez les deux espèces.

Il faudrait étendre l'analyse des vocalisations à l'ensemble des cerfs élaphe, notamment des différentes régions de la méditerranée, pour acquérir plus d'informations, mais nous avons cependant démontré que le cerf corso-sarde se distinguait par quelques particularités par rapport au cerf élaphe du continent et d'Ecosse. Et si l'on donne la dénomination de sous-espèce au cerf élaphe d'Ecosse (*Cervus elaphus scoticus*), il ne paraît pas injustifié de l'attribuer au cerf corso-sarde (*Cervus elaphus corsicanus*). Ou bien faudrait-il parler d'écophénotype en voie de spéciation pour la plupart des sous-espèces de cerfs élaphe identifiées ?

Au cœur de la crise de la biodiversité, est-il vraiment essentiel de définir exactement le statut d'une espèce ou d'une sous-espèce pour prendre les mesures nécessaires à la protection de la population, alors qu'elle est en situation de disparaître ? Ironie du sort, le cerf du Père David, qui fut l'objet d'un programme de conservation précédant son extinction *in natura*, pourrait s'avérer ne pas être une espèce à part entière mais un hybride (Meijaard & Groves, 2004; Pitra *et al.*, 2004). Ce qui ne devrait pas remettre en cause les mesures de protection dont il a fait l'objet et sa future réintroduction dans son ancien milieu naturel.

Déméautis (1984), suggérait que, même s'il n'est pas le fruit d'une longue évolution, le particularisme du cerf corso-sarde représente probablement l'aboutissement d'une longue adéquation au milieu qui demanderait des siècles à se reproduire. Nous concevons que l'espèce actuelle n'est pas un « aboutissement », on ne sait ce qu'elle sera dans plusieurs milliers d'années, mais elle se distingue des autres cervidés et n'est pas une composante négligeable du cortège faunistique de la Corse. A ce titre, elle devrait continuer à faire l'objet d'une vigilance particulière pour éviter qu'elle ne disparaisse et que ne soient réduits à néant les processus biologiques dont elle est l'objet.



## ***II. L'élevage de cerfs en Corse : une réussite ?***

La protection d'une espèce *ex situ* pour une réintroduction ultérieure se pratique généralement dans deux situations : (1) l'effectif de la population est au plus bas ou (2) l'habitat de l'espèce peut être amené à disparaître (Pullin, 2002).

Après plusieurs tentatives malheureuses de protection de la population relictuelle de cerfs en Corse dans les années 1960, il demeura pour solution semble-t-il la plus judicieuse, la réintroduction de cerfs à partir des populations de Sardaigne. Cependant cette population de Sardaigne étant elle-même en phase de restauration, il ne pouvait être réintroduit en Corse un grand nombre d'individus. C'est en grande partie le faible effectif de cerfs dont pouvait disposer le PNRC qui a orienté le choix de ce mode de conservation, afin de permettre le développement de la population avant le début de sa réintroduction *in natura*. En termes de gestion des élevages des populations de cerfs de Corse, les objectifs principaux sont :

- produire des individus sains, de bonne conformation et présentant les caractéristiques comportementales permettant le développement des populations *in natura*,
- favoriser un fort taux de natalité et un faible taux de mortalité,
- maximiser la diversité génétique,

Un aspect important de cet élevage de cerfs en Corse est qu'il se réalise dans un habitat proche de celui dans lequel les animaux seront réintroduits et sur une surface suffisamment importante pour que la population puisse exprimer la plupart des comportements connus chez les cervidés. L'approche pluridisciplinaire que nous avons menée avait notamment pour objectif une meilleure compréhension du fonctionnement des populations captives de Quenza et de Casabianda, afin d'orienter la gestion de ces populations.

### ***II. 1. Caractéristiques sanitaires***

Les helminthes affectant les cerfs d'élevage sont les douves du foie (*Fascioloides* et *Fasciola*), les nématodes gastro-intestinaux de la famille des Trichostrongylidés, les strongles pulmonaires du genre *Dictyocaulus* et les strongles extrapulmonaires de la famille des Protostrongylidés (Haigh *et al.*, 2002). D'après Haigh *et al.* (2002), la maladie virale la plus importante affectant les cerfs et bisons d'élevage est le coryza gangreneux (non présent en Europe) et ils décrivent également d'autres virus identifiés chez ces animaux, notamment les adénovirus, les parapoxvirus, les virus de la fièvre aphteuse, de la fièvre catarrhale ovine, de la maladie hémorragique et de la diarrhée virale, les rotavirus et les coronavirus.

#### ***II. 1. 1. Parasitisme***

Les recherches que nous avons menées sur les parasites du cerf de Corse ne nous ont pas permis d'identifier au niveau spécifique les parasites que nous avons trouvés. Cependant elles ont mis en évidence un très faible taux d'infestation et très probablement une faible diversité du cortège de parasites rencontrés. Nous avons identifié quatre helminthes sur la quinzaine

recensée chez les cervidés (annexe 9) et un protiste. Il est possible que parmi les strongles digestifs et les strongyloïdes trouvés, il y ait plusieurs espèces mais il est malgré tout peu probable que les populations de cerfs de Corse soient parasitées par un grand nombre d'espèces.

Mason (1994), a recensé, d'après la bibliographie existante, pas moins de 28 espèces d'endoparasites et 5 espèces d'ectoparasites du cerf élaphe introduit en Nouvelle Zélande. Dans des populations sauvages de Cerf axis (*Axis axis*) et de Cerf sambar (*Cervus unicolor*) du sud de l'Inde, Watve & Sukumar (1995), ont trouvé 12 espèces de parasites par l'analyse des fèces.

Pisanu *et al.* (1994), expliquent la pauvreté spécifique du spectre de parasites gastro-intestinaux des mouflons de l'île Haute de l'archipel des Kerguelen, par le nombre très réduit d'individus fondateurs de la population, le climat subantarctique et l'absence de mammifères terrestres autochtones dans l'archipel. Le même phénomène a été constaté pour les parasites de la souris commune (*Mus musculus*), du rat noir (*Rattus rattus*) et du lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*) de ce même archipel (Pisanu *et al.*, 2001). Les situations peuvent être ici comparées, à la fois pour le faible nombre d'individus fondateurs mais également pour l'absence notamment d'autres herbivores au contact des cerfs qui se retrouvent isolés dans les enclos, ce qui corroborerait les résultats que nous avons trouvés. Le cerf a certes des parasites qui lui sont spécifiques mais il peut être infesté par bon nombre de parasites plus généralistes qui peuvent prendre pour hôte plusieurs espèces de mammifères. Prestwood *et al.* (1976), ont réalisé une étude sur le parasitisme d'une population de cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) qui partageait les pâtures avec un troupeau de moutons (*Ovis aries*). Il s'est avéré que cinq des onze parasites trouvés chez le cerf de Virginie, étaient également présents chez le mouton.

Malgré les densités importantes de cerfs dans les enclos, qui devraient conduire à un accroissement des infestations par augmentation des taux de transmission parasitaire (Dobson & May, 1986), nous n'avons pas identifié de fortes infestations. Cependant, Pisanu *et al.* (2002), ont montré que la dynamique des populations de nématodes parasites *Syphacia obvelata* était plus dépendante de facteurs intrinsèques tels que l'immunité chez la population hôte de souris domestique (*Mus musculus domesticus*) que de la dynamique même de cette population hôte. Chez l'hôte définitif, hormis la réceptivité au parasite d'ordre spécifique, c'est le critère âge qui apparaît le plus important. En effet, chez les ruminants, ce sont généralement les jeunes animaux qui sont les plus infestés ainsi que les vieux adultes du fait de l'absence ou de la diminution de la réponse immunitaire vis à vis des parasites (Kerboeuf & Godu, 1981). D'autre part, un état physiologique momentané peut perturber l'équilibre parasite-hôte, comme la période de lactation après la mise-bas. Ceci va avoir des conséquences sur la persistance des vers adultes et la prolificité des femelles conduisant à une augmentation du nombre d'œufs excrétés dans le milieu extérieur (Gruner *et al.*, 1992; Gruner & Boulard, 1982). Epe *et al.* (2001), ont également caractérisé la densité, les translocations d'animaux, l'intégration sociale des sub-adultes et le stress du sevrage comme des facteurs environnementaux facilitant les infections graves provisoires.

De plus, les stades larvaires des nématodes requièrent certaines conditions microclimatiques pour un développement optimal qui sont l'humidité et la chaleur, ainsi la gestion du parasitisme pose plus de problèmes dans les pâtures de Nouvelle Zélande que dans les prairies d'Amérique du Nord (Haigh *et al.*, 2002). Les conditions climatiques (fortes chaleurs estivales et grands froids en hiver) couplées à la faible représentation des surfaces prairiales

dans les enclos par rapport au maquis, pourraient contribuer au faible développement des stades larvaires des parasites et ainsi limiter leur transmission.

Des hypothèses sont également avancées sur l'efficacité des tannins pour limiter le développement des populations de parasites digestifs. Hoskin *et al.* (2000), ont ainsi montré chez des jeunes cerfs élaphe l'effet du changement de régime alimentaire en augmentant les concentrations de tannins ingérées. Cet apport a ainsi réduit la charge de *Dictyocaulus* dans l'abomasum ainsi que leur impact sur la prise de poids des individus, et permit de réduire les traitements antihelminthiques habituellement administrés. Les tannins fortement présents dans la végétation des enclos qui constitue une bonne part du régime alimentaire des cerfs, pourraient participer à la régulation des populations de parasites.

Il serait intéressant à l'avenir de parvenir à la diagnose spécifique des parasites et notamment des strongles digestifs (par coproculture) afin de comparer les espèces présentes dans chacun des trois enclos. En effet, le développement embryonnaire des strongles digestifs nécessite en général des températures optimales de l'ordre de 20 à 25C°, avec pour limite inférieure 4C° (pour *Oesophagostomum spp.*, *Chabertia spp.* ou *Trichuris spp.*) (Nocture, 1986). Pour les espèces du genre *Teladorsagia* et *Nematodirus*, les œufs et les larves restent viables à des températures inférieures à zéro degré (Arroyo, 1988; Gulland, 1991). Les conditions climatiques, étant assez différentes entre les enclos de Quenza et de Casabianda, elles pourraient en partie influencer sur une potentielle différenciation de la faune de parasites entre ces deux enclos. Rappelons que nous avons trouvé des strongyloïdes à Casabianda mais non à Quenza. Prokhorova (1985), a montré que la prévalence de la strongyloïdose, dans les régions tempérées était corrélée avec l'humidité en saison chaude dans les régions boréales et avec la température dans les régions méridionales.

## **II. 1. 2. Pathologies**

Dans les trois élevages de cerfs de Corse, seule la présence de la fièvre catarrhale ovine a été relevée sur un nombre conséquent d'individus. Les cervidés sont considérés actuellement au même titre que les bovins comme « réservoirs » ne présentant que rarement les signes cliniques de cette maladie dont l'évolution, notamment la dissémination des différents sérotypes, est étroitement surveillée. En Europe, elle était auparavant présente principalement dans les régions méditerranéennes, mais elle est actuellement très largement répandue en Belgique, en Allemagne et aux Pays-Bas (sérotipe 8) où le principal vecteur connu de la FCO en Méditerranée (*Culicoides*) est absent. Les symptômes cliniques étant apparus chez certains bovins doivent inciter à encore plus de vigilance pour les populations de cerfs. Une surveillance étroite de l'apparition de pathologies est d'autant plus importante que de nombreux agents pathogènes présents chez les animaux sauvages sont transmissibles à l'homme (tuberculose, brucellose, etc...). La tuberculose a notamment été identifiée comme première cause de mortalité dans les élevages de cervidés en Amérique du Nord loin devant toutes les autres maladies et parasitoses (Woodbury *et al.*, 2005). En Arabie Saoudite, la brucellose (*Brucella melitensis*) a mis en péril la population relictuelle captive d'Oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*). Cette pathologie a été introduite dans le cheptel d'oryx du King Khaled Wildlife Research Center par l'introduction d'un troupeau de daim (Ostrowski *et al.*, 2002). Elle s'est ensuite propagée chez la Gazelle à goitre (*Gazella subgutturosa*) et chez la

Gazelle de montagne (*Gazella gazella*) (O.I.E., 2005). Le cheptel élevé en captivité a dû son salut au programme d'assainissement par traitement médical mené à Taïf qui a permis de relâcher dans le désert des animaux indemnes. Frölich *et al.* (2005), ont réalisé depuis une grande campagne de surveillance sanitaire, au niveau sérologique de 13 agents viraux sélectionnés, sur l'Oryx en Arabie Saoudite et dans les Emirats Arabes Unis.

Hinshaw *et al.* (1998), préconisent un contrôle très régulier des animaux qui permettrait d'éviter parfois la constatation trop tardive d'une maladie dont les signes cliniques commencent à être observables alors que la maladie arrive déjà au terme de son évolution.

Dans les enclos d'élevage de cerf de Corse il n'est cependant pas réalisable, d'effectuer des prélèvements réguliers (au mieux une fois par an). C'est le personnel de l'enclos, connaissant le mieux les animaux, qui pourra alors être amené à déceler, par l'aspect, le comportement ou l'absence trop prolongée d'un individu en particulier, des problèmes qui pourraient être d'ordre sanitaire. Le diagnostic et le traitement de l'animal nécessitera alors une intervention directe qui implique de capturer l'individu, souvent par télé-anesthésie. Une anesthésie sur un animal malade peut cependant induire une augmentation de stress, un affaiblissement plus prononcé qui peuvent l'amener à décéder (Hinshaw *et al.*, 1998). Il est enfin indispensable de relâcher des animaux sains *in natura* afin d'éviter des contaminations futures de la faune sauvage et du cheptel domestique. Le cerf de Corse devra intégrer la liste des espèces surveillées par le réseau SAGIR afin de déceler d'éventuels problèmes sanitaires dans ses populations. Chez le cheval de Przewalski, la mortalité après réintroduction de quelques individus, a été attribuée à la piroplasmose équine dont les agents pathogènes (*Babesia caballi* et *Theileria equi*) étaient transmis par des tiques (Robert *et al.*, 2005). Ces constatations ont incité la mise en place d'un suivi sanitaire spécifique afin de mieux cerner les dangers potentiels de cette pathologie potentiellement présente sur le site de réintroduction et son impact possible sur la population relâchée (Rüegg *et al.*, 2006). Les recherches menées dans le but d'identifier les causes de mortalité chez le cheval de Przewalski ont également permis de diagnostiquer la coccidioïdomycose. Il a ainsi été démontré que certains individus présentaient une déficience de réponse immunitaire à l'agent pathogène *Coccidioides immitis* (Terio *et al.*, 2003).

Le bilan sanitaire réalisé au cours de ce travail paraît plutôt positif avec cependant des mortalités qui restent inexplicables surtout dans l'enclos de Casabianda. Le contrôle sanitaire des populations de cerf de Corse des trois enclos doit être poursuivi par une recherche des pathologies à partir des prélèvements sanguins effectués à chaque capture ou sur tout animal anesthésié en cours d'année. Il devrait être mis en place un suivi parasitaire par un ramassage régulier (tous les mois) d'échantillons de fèces et l'autopsie systématique en cas de constatation rapide du décès d'un individu. Epe *et al.* (2001), ont montré l'utilité d'un suivi régulier de la prévalence des nématodes dans des élevages en captivité de Zèbre de Chapman (*Equus quagga antiquorum*), de Cheval de Przewalski et d'Ane sauvage africain (*Equus africanus*), qui permettait de déterminer à quelle période il pouvait être nécessaire de procéder à des traitements antihelminthiques. Un ramassage de fèces sur les sites de relâcher devrait également être réalisé afin d'effectuer des comparaisons avec les résultats obtenus en enclos.

En cas de translocation de cerfs corso-sardes provenant de Sardaigne, il serait nécessaire de mettre ces animaux en quarantaine. Pour les cerfs, une quarantaine rigoureuse impose d'isoler le groupe d'individus importé, de la population déjà captive, par des clôtures et par une zone tampon. Le milieu temporaire d'accueil devrait être de préférence exempt de toute source de contamination possible pour les individus mis en quarantaine afin d'être sûr en cas de diagnostic de pathologie et/ou de parasitologie de la provenance de l'infection (Gajadhar *et al.*, 1994).

## ***II. 2. Caractéristiques génétiques***

Selon Wisely *et al.* (2003), la réussite d'un projet de réintroduction, basé sur la préservation d'individus *ex situ*, passe par une gestion au niveau génétique du programme d'élevage de la population. Frankham *et al.* (2002), distinguent 3 phases prioritaires, dans un programme d'élevage *ex situ*, (1) l'établissement de la population fondatrice, (2) sa croissance jusqu'à un effectif pouvant être supporté par les conditions d'élevage, (3) la gestion de cette population. Durant chaque phase, la diversité génétique tendrait à être différemment affaiblie, le taux de perte d'hétérozygotie résultant du cumul de ces trois phases. Du fait d'un faible nombre de fondateurs de la population de départ, les effets de la dérive génétique, de la consanguinité et donc de la perte de diversité devraient être d'autant plus prononcés (Frankham *et al.*, 2002; Hedrick, 2001; Hedrick & Kalinowski, 2000; Moyle *et al.*, 2003).

### ***II. 2. 1. Polymorphisme génétique du cerf de Corse***

Avec un nombre moyen d'allèles par locus de 2,9 et une hétérozygotie attendue de 0,41, les trois populations captives de cerfs de Corse présentent un faible taux de polymorphisme. Le nombre moyen d'allèles par locus est inférieur à celui d'un échantillon de 9 individus d'une population de cerfs en Sardaigne (N=3,2), étudiée par Zachos *et al.* (2003), avec un autre kit composé de 7 microsatellites. Il est cependant délicat de comparer nos résultats à ceux obtenus sur le cerf de Sardaigne du fait de l'utilisation de marqueurs différents. Avec 5,66 allèles par locus, le kit de microsatellites que nous avons utilisé a, par exemple, révélé des loci plus polymorphes chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) espèce pour laquelle il a été développé (Galan *et al.*, 2003). L'hétérozygotie attendue calculée de la population de cerf en Corse est cependant faible ( $H_{exp}=0,41$ ) comparativement à celle de cinq populations étudiées par Zachos *et al.* (2003) ( $0,52 < H_{exp} < 0,80$ ) et celle d'une population de cerf de Berbérie étudiée par Hajji *et al.* (2007) ( $H_{exp}=0,78$ ). Marshall *et al.* (1999), ont eux obtenu une hétérozygotie attendue de 0,55 avec seulement 2,1 allèles par locus pour un échantillon de 298 individus provenant de quatre populations différentes d'Oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*). Sur un échantillon plus restreint (N=18), Aberle *et al.* (2004), ont calculé une hétérozygotie attendue de 0,53 pour un nombre moyen d'allèles de 3,8, chez le cheval de Przewalskii. Nous avons cependant trouvé dans la littérature des valeurs plus proches qui concernaient des espèces en danger d'extinction comme le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) (Maudet *et al.*, 2002) ou le furet à pattes noires (*Mustela nigripes*) (Wisely *et al.*, 2003) dont l'hétérozygotie attendue était respectivement de 0,41 et de 0,38.

Lacy (1989) recommande pour fonder une population un nombre de 20 individus, possédant 97,5% de la variabilité génétique présente en nature, et Frankham *et al.* (2002), préconisent que les animaux fondateurs proviennent de différentes sources. Pour le cheval de Przewalski, le « stud-book » (Volf, 1961), enregistre 70 individus capturés en nature avant l'extinction totale de la population sauvage. Cinquante trois d'entre eux étaient répartis dans des parcs zoologiques et seuls 12 individus, représentant probablement trois sources géographiques différentes (Oakenfull & Ryder, 1998), ont contribué génétiquement à la population actuelle (Knowles & Wakefield, 1992). Le FGE (Fonder Genome Equivalents), qui correspond au nombre d'individus nécessaires pour fonder une population ayant la même diversité génétique que l'actuelle (si tous les individus contribuent à part égale et sans perte d'allèle) a été calculé pour le cheval de Przewalski et se réduit à 3,31 (Ballou, 1994).

Selon certains auteurs (Hedrick & Kalinowski, 2000; Saccheri *et al.*, 1998), la perte de l'hétérozygotie induit, dans des petites populations, des effets très préjudiciables ayant pour conséquence une diminution de la fitness et une perte du potentiel adaptatif des gènes augmentant ainsi le risque d'extinction. Mais d'autres auteurs (Balloux *et al.*, 2004; Balloux *et al.*, 2000; Moss *et al.*, 2003), relativisent la représentation que nous nous faisons de la diversité génétique d'une population par l'étude de ces marqueurs neutres que sont les microsatellites. Ils ont en effet démontré que la variation génétique au niveau des microsatellites qui sont soumis à une dérive aléatoire, ne pouvaient refléter celle des marqueurs moléculaires qui seraient soumis à des pressions évolutives. Ils donnent cependant une information relative intéressante des caractéristiques génétiques d'une population qui permettent notamment d'entrevoir une évolution de ces paramètres au cours du temps. Ce qui est d'autant plus intéressant pour une espèce polygyne comme le cerf élaphe dont le système de reproduction pourrait tendre vers une diminution de la variabilité génétique (Berger & Stevens, 1996). Ils sont également de fait extrêmement utiles comme marqueurs, permettant d'établir des liens de paternité entre individus, et ainsi caractériser la réalité des appariements. Ballou & Foose (1996), soulignent d'ailleurs que le plus important dans un programme d'élevage à des fins de réintroduction est d'identifier la participation relative de chaque individu à la reproduction et les accouplements ; la structure génétique de la population dépendant de tous les appariements (Ross, 2001).

La population captive de cerf de Corse a subi durant sa courte histoire plusieurs goulots d'étranglements successifs par l'apport d'un petit nombre d'individus de Sardaigne (3 et 4 à Quenza puis 6 à Casabianda) et par la translocation d'un effectif restreint d'animaux pour fonder les deux autres enclos (11 à Casabianda et 14 à Ania). Les résultats obtenus sont par ailleurs en concordance avec l'hypothèse selon laquelle l'origine et le nombre de fondateurs ont une importance particulière sur la variabilité génétique de la future population (Maudet *et al.*, 2002).

Le faible taux de variabilité génétique dans une population de faible effectif suggère généralement qu'il y a un effet de la dérive génétique, comme il l'a été démontré pour la population de Renne du Spitzberg (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) (Côté *et al.*, 2002) ou celle de Bouquetin des Alpes du Mercantour dans les Alpes Maritimes en France (Maudet *et al.*, 2002). Une des causes identifiées de la dérive génétique constatée pour la population du cheval de Przewalski est une sélection artificielle orientée par la production d'un phénotype

ressemblant à une description faite d'un individu sauvage dans un musée, ce qui biaise fortement la contribution des différents reproducteurs (Salensky, 1907). La diminution de la diversité allélique et de l'hétérozygotie par la dérive génétique (Ballou & Foose, 1996; Frankham et al., 2002; Lande & Barrowclough, 1987) est à prendre en compte dans un plan de gestion d'une population destinée à la réintroduction car elle peut réduire fortement la variabilité génétique de la population captive et bien évidemment celle de la future population *in natura* (Hedrick & Kalinowski, 2000).

### ***II. 2. 2. Différences entre populations captives***

Les résultats d'assignements et les calculs de  $F_{ST}$  ont montré que les trois populations différaient de manière significative entre elles. Ce sont les populations de Quenza et de Casabianda qui présentent la plus forte différenciation génétique entre elles et les populations de Casabianda et Ania la plus faible différenciation. Le noyau fondateur de la population d'Ania provient exclusivement de Quenza (1994), mais il y a eu récemment des intrusions de deux femelles gravides et d'au moins deux mâles dès l'année 2000, individus qui provenaient du lâcher de Chisà et donc de l'enclos de Casabianda. Nous avons estimé que l'échantillonnage (N=17) réalisé à Ania pouvait inclure au plus 6 individus génétiquement affiliés à la population de Casabianda (soit 35,3% de l'échantillon), ce qui expliquerait la faible différenciation entre les deux populations. La différenciation génétique la plus forte, entre Quenza et Casabianda pourrait s'expliquer par le fait qu'une partie du noyau fondateur de Casabianda provient directement de Sardaigne (six individus). De plus il se pourrait qu'une majeure partie du groupe d'individus provenant du noyau de Quenza ait été relâché à Chisà (24 individus). L'étude menée par Marshall et al. (1999), sur un échantillon de 298 Oryx d'Arabie provenant de quatre centres d'élevage différents, a montré une faible différenciation génétique entre les populations, indiquant que le plan de gestion de ces populations avait permis une bonne mixité entre ces dernières.

### ***II. 2. 3. Système d'appariement***

Ross (2001), insiste sur le fait qu'il est indispensable d'éviter les appariements consanguins pour maintenir la diversité génétique, ce qui n'est pas évident à réaliser pour le cerf en captivité. Malgré le faible effectif des trois populations, elles sont toutes les trois à l'équilibre d'Hardy-Weinberg et les populations d'adultes et de jeunes ne présentent pas de divergence génétique. Ce résultat suggère qu'il y a une bonne répartition des accouplements entre les mâles et les femelles. Ce résultat peut paraître surprenant pour une population de cerfs en captivité, connaissant leur système d'accouplement polygyne, un mâle dominant monopolisant plusieurs femelles. Les résultats de l'étude des liens de parenté réalisée sur les cohortes de 2002 à 2005 de Quenza et de Casabianda, supportent l'absence de consanguinité observée. En moyenne et pour ces deux enclos, 75% des femelles se reproduisent chaque année, mettant bas à un seul petit, les naissances gémellaires étant très rares chez le cerf (Bonnet & Klein, 1991; Marshall *et al.*, 2002). En moyenne, sur les trois périodes de reproduction observées (2002 à 2004), deux mâles se succèdent en tant que dominant dans chaque enclos, mais surtout, ils n'assurent pas seuls la descendance de l'année suivante, des

mâles satellites se reproduisant également. En effet, une majorité des mâles de plus de trois ans se sont reproduits dans ces deux enclos au cours de ces quatre années (58,3% à Quenza et 75% à Casabianda). Ce type de fonctionnement s'avère très important car Clutton-Brock *et al.* (1982), ont montré chez le cerf élaphe de l'île de Rhum en Ecosse, qu'un mâle adulte dans la force de l'âge peut monopoliser un nombre considérable de femelles pendant la période de rut où une majorité des femelles seront couvertes, les jeunes et vieux mâles tenant quelques harems avant ou après cette période. Il semblerait, dans notre cas pour ces élevages en captivité, que la participation des mâles à la reproduction soit différente et mieux répartie. De plus les mâles de moins de cinq ans ont respectivement engendré 10,7% et 22,6% des faons (dont le lien de paternité a été déterminé) entre 2002 et 2005 à Quenza et à Casabianda. Les âges moyens de participation à la reproduction ont été évalué pour les cerfs de l'île de Rhum et sont de 6,9 à 9,6 ans pour les mâles et de 4,2 à 9,8 ans pour les femelles (Marshall *et al.*, 2002). Cette caractérisation de la participation à la reproduction par l'âge indique que l'âge est alors un facteur limitant la consanguinité des appariements mère/fils et père/fille. Clutton-Brock *et al.* (1982), ont également montré qu'une petite proportion de femelles, élevées avec un même mâle, présentait une préférence à l'accouplement avec certains mâles particuliers et évitait de s'accoupler avec des mâles de moins de cinq ans. En Corse, nous avons au contraire constaté que les femelles ayant eu plus de deux faons durant ces quatre dernières années, s'accouplaient majoritairement avec des mâles différents au cours des années. Dans les enclos de reproduction en Corse, des femelles mettent bas dès l'âge de deux ans, la plus vieille femelle connue engendrant encore maintenant à l'âge de 17 ou 18 ans. Nous n'avons pas d'âge connu pour les mâles reproducteurs de plus de 5 ans, les plus jeunes participant à la reproduction à trois ans. L'échelle de temps sur laquelle nous avons travaillé était insuffisante pour identifier des appariements consanguins mère/fils et nous n'avons constaté qu'un seul appariement consanguin père/fille à Quenza et aucun à Casabianda.

#### ***II. 2. 4. Implications de gestion***

L'objectif d'un programme d'élevage aux fins de conservation est de favoriser le développement démographique des populations captives tout en maintenant une diversité génétique au sein de chacune d'entre elles (Ballou & Foose, 1996; Lande & Barrowclough, 1987; Reymonds *et al.*, 1999). La minimisation des appariements entre apparentés et des appariements consanguins permettrait également de maintenir l'hétérozygotie et de diminuer les effets de la dérive génétique (Frankham *et al.*, 2002; Hedrick & Kalinowski, 2000; Kimura & Crow, 1963; Montgomery *et al.*, 1997). Et selon Lacy (2000), il est important de maintenir la diversité génétique le plus proche possible de celle caractérisant la population originelle. Par ailleurs, une taille de population importante et une forte dynamique démographique vont également favoriser la diversité génétique (Ballou & Foose, 1996).

Le plan de gestion au niveau génétique, des populations captives de cerfs de Corse, devrait donc en théorie tendre à favoriser un fort effectif de population, réduire la différenciation génétique ( $F_{ST}$ ) entre populations, favoriser la diffusion des allèles rares et éviter autant que possible les appariements consanguins. Ces conditions sont très contraignantes et inapplicables compte tenu de la biologie de l'espèce et de la capacité d'accueil des enclos. Il est tout d'abord indispensable de limiter les effectifs dans les enclos, si l'on souhaite préserver le taux de survie des mâles, densité-dépendant chez le cerf élaphe (Bonenfant *et al.*, 2002). Il n'est



pas non plus envisageable, afin de minimiser les appariements entre apparentés de séparer des groupes d'individus pendant le rut au sein d'un même enclos. Pour rappel, des mâles relâchés *in natura* à plusieurs kilomètres, sont revenus près d'un enclos en période de rut, se battant avec les mâles au travers des clôtures et forçant même le grillage pour pénétrer à l'intérieur de l'enclos. Il est également délicat, comme le propose Senner (1980), de favoriser la sex-ratio de la population en faveur des mâles, afin de limiter les appariements consanguins. C'est en effet à la fois contre-productif au niveau démographique (du fait des tailles restreintes de populations) et une source d'interactions agonistiques fortes entre mâles qui tendrait à augmenter les risques de mortalité.

Il apparaît cependant, au vu des résultats de l'étude des paternités, que les appariements consanguins sont assez rares (ce qui est confirmé par les paramètres standards de génétique calculés). Le fonctionnement social des populations que nous avons partiellement décrit tend à réduire la dépression consanguine dans ces populations. Cependant, il devient maintenant très important de réduire la différenciation génétique entre les trois populations captives qui peut générer parallèlement un appauvrissement de la diversité génétique au sein de chacune d'elles. Bryant *et al.* (1999) et Hedrick (2001), soulignent l'importance de l'introduction de nouveaux fondateurs et l'échange d'individus parmi les populations captives, comme un moyen efficace pour réduire la perte d'hétérozygotie et la dépression de consanguinité. Maudet *et al.* (2002), ont montré pour le Bouquetin des Alpes, qu'un faible taux de migration entre populations (un individu par génération), suffisait à maintenir une certaine variabilité. Thévenon *et al.* (2003), ont caractérisé la diversité génétique de populations de Cerf Vietnamien (*Cervus nippon pseudaxis*) de parcs zoologiques (issues de trois lignées) et de fermes d'élevages au Vietnam. Ils ont ainsi à partir de leurs résultats, proposé un plan de gestion génétique visant à élargir la taille des troupeaux des parcs zoologiques et favoriser les échanges d'individus entre ces populations. La subdivision d'une population en plusieurs sous-populations permet de préserver la variabilité génétique sur le long terme si, (1) les tailles de populations sont suffisamment importantes pour éviter une forte dérive génétique et la dépression de consanguinité, (2) des échanges réguliers d'individus reproducteurs peuvent être régulièrement réalisés entre sous-populations et (3) si ces sous-populations ont une croissance démographique similaire (Barton & Whitlock, 1997; Whitlock & Barton, 1997).

En nature, les jeunes mâles d'espèces polygynes, montrent une tendance à une dispersion géographique, favorisant ainsi les échanges entre sous-populations (Bon *et al.*, 2005; Pfeifer, 1996). Il n'est peut être pas judicieux d'essayer de reproduire à l'identique ce mode de fonctionnement dans une gestion de populations en enclos pour deux raisons essentielles. En premier lieu, la variabilité du succès reproducteur des mâles est très importante chez le cerf élaphe (Clutton-Brock *et al.*, 1982), ce qui est confirmé par notre étude des paternités, certains mâles n'ayant que peu ou pas accès à la reproduction. Deuxièmement l'introduction de mâles inconnus dans une population dont la structure hiérarchique est établie, tendra à favoriser les interactions agonistiques (Ralls *et al.*, 1975), augmentant ainsi les risques de blessure. Si de telles translocations doivent être réalisées, il faudra les effectuer à la fin de la période de la chute des bois. Tous les mâles, étant alors décoiffés ou en croissance des velours, ne peuvent au pire que se mordre ou se donner des coups de pattes, ce qui limite le risque de blessures graves. Comme le suggère Ross (2001), il sera de toute façon préférable d'effectuer des translocations de petits groupes de femelles qui viendront enrichir le patrimoine génétique de la population d'accueil.

Une opération à prévoir dans un avenir proche est l'échange d'animaux avec la Sardaigne, en prenant toutes les précautions sanitaires, et de disperser dans au moins deux des trois enclos de Corse les nouveaux arrivants. Il sera là aussi plus pertinent d'échanger prioritairement des femelles.

Une première phase de gestion a déjà été réalisée, par la sélection d'individus sur des critères génétiques, pour les relâchers de 2004 et de 2007. Nous avons maintenu en captivité une partie des individus porteurs d'allèles rares afin de favoriser le maintien de ces allèles dans la population avant leur diffusion aux autres enclos par de futures translocations d'individus. Une première translocation a d'ailleurs été effectuée en 2003, deux mâles sub-adultes de Casabianda rejoignant la population d'Ania et renforçant ainsi le brassage initié involontairement par l'intrusion dans l'enclos d'individus de Casabianda relâchés à Chisà.

La gestion génétique des populations *in natura* est limitée au choix des individus relâchés sur un site particulier. La conduite des opérations de relâcher réalisées de 1998 à 2007 a été notamment guidée par une volonté de maximiser le mélange des populations captives. Ainsi, les cerfs relâchés dans la vallée de l'Asinao proviennent des enclos de Quenza et d'Ania (donc un peu également de Casabianda), ceux de Chisà et de Saint Pierre de Venaco sont issus de Quenza et de Casabianda. Les individus relâchés à Moltifao proviennent uniquement de l'enclos de Casabianda, mais seront probablement renforcés par des animaux des enclos de Quenza ou d'Ania. En résumé, sur trois des quatre sites de relâcher ont été réintroduits des cerfs provenant d'au moins deux enclos différents.

Du point de vue technique, il serait également intéressant de développer d'autres amorces afin de travailler sur une gamme de microsatellite plus étendue qui fournirait une meilleure information et faciliterait la détermination des liens de parenté.

### ***II. 3. Structuration sociale***

Comme pour beaucoup d'autres espèces de ruminants sauvages des régions tempérées, le cerf élaphe est caractérisé morphologiquement par un fort dimorphisme sexuel. En nature, les femelles et les mâles vivent dans des groupes séparés tout au long de l'année excepté durant la période de reproduction (Bonnet & Klein, 1991). Cette ségrégation est par ailleurs souvent accompagnée d'une utilisation différentielle des habitats (Conradt *et al.*, 1999). Plusieurs hypothèses sont émises pour expliquer cette ségrégation (Bon, 1992; Le Pendu *et al.*, 2000; Loe *et al.*, 2006; Ruckstuhl & Neuhaus, 2002) : (1) le risque de prédation, (2) la sélection de l'habitat en fonction de ses ressources alimentaires, (3) la différence du budget temps-activité entre mâle et femelle, (4) la nature des interactions sociales entre mâles et femelles. L'étude des populations de cerfs des enclos de Quenza et de Casabianda nous a permis d'analyser la ségrégation des sexes. L'objectif n'était pas de tester une des quatre hypothèses mais de caractériser la structure sociale de chaque population chaque année et de rechercher si les conditions de captivité (habitat des enclos, densité et structure en âge et sexe des populations) influent sur cette organisation sociale.

Nous avons ainsi constaté deux phénomènes prédominants, une organisation sociale différente entre les deux enclos et une forte stabilité de chacune d'elle malgré les changements de la densité et de la structure des populations. A Quenza la ségrégation sexuelle hors période de rut est très marquée, ne reléguant qu'au second plan la formation de sous-groupes d'individus. Les mâles ont été ainsi observés fréquemment arrivant ensemble sur la place d'alimentation tandis que les femelles et les daguets formaient une autre entité séparée. A Casabianda, toujours hors période de rut, la ségrégation intrasexe en petites unités matriarcales est tout aussi marquée que la ségrégation sexuelle. La population est constituée de quatre petites unités familiales, d'un groupe de mâles et d'un groupe de femelles. Le groupe des mâles et le groupe de femelles présentent d'ailleurs une cohésion plus labile que les petites unités familiales.

Nous avons trois hypothèses pour expliquer cette différence de structuration sociale pour les femelles, celles de Quenza formant un grand groupe, celles de Casabianda se structurant en plusieurs petits groupes. La première répond au précepte émis par Jarman (1974) et Estes (1974), selon lequel la taille des groupes chez les ruminants sauvages africains augmente avec l'ouverture du milieu, les animaux formant par exemple de grands groupes en plaine et des plus petits groupes en forêt. Cette théorie a par la suite été étendue aux cervidés par Eisenberg (1981), et couramment vérifiée au sein d'une même espèce comme le wapiti de Roosevelt (*Cervus canadensis roosevelti*) (Franklin *et al.*, 1975), le cerf sika (*Cervus nippon*) (Takatsuki, 1983), l'élan (*Alces alces*) (Peek *et al.*, 1974), le daim (*Dama dama*) (Schaal, 1982). Cette corrélation s'opère même pour des habitats moins différenciés, entre des milieux très fermés et des milieux intermédiaires comme il l'a été constaté chez le cerf axis (*Axis axis*) (Barette, 1991), le cerf à queue blanche (*Odocoileus virginianus*) (Hirth, 1977), la gazelle de Grant (*Gazella granti*) (Walther, 1972) ou le chevreuil d'Europe (*Capreolus capreolus*) (Gerard *et al.*, 1995; Maublanc *et al.*, 1987). Les deux enclos de Quenza et de Casabianda sont très différents d'un point de vue floristique, Quenza est caractérisé par un habitat beaucoup plus hétérogène et plus ouvert en termes de visibilité que Casabianda, qui est essentiellement occupé par deux formations végétales très denses. Ainsi pour un nombre de femelles et de jeunes variant de 16 à 27 individus, on observe à Quenza un grand groupe dans un milieu plutôt ouvert et à Casabianda plusieurs petits groupes dans un milieu très fermé. Une des explications avancées pour expliquer ce phénomène de regroupement en milieu ouvert est l'augmentation de la distance de perception visuelle entre congénères, qui va accroître la probabilité de fusion des groupes et par conséquent la taille moyenne des groupes (Barette, 1991; Cibien *et al.*, 1989; Gerard *et al.*, 2002).

La ségrégation des sexes, beaucoup plus marquée à Quenza pourrait être expliquée en partie par la plus forte hétérogénéité de l'habitat qui participe à une utilisation différentielle du milieu par les mâles et les femelles chez le cerf élaphe (Clutton-Brock *et al.*, 1982), le cerf de Virginie (McCullough *et al.*, 1989), le daim (Villerette, 2006) ou encore le mouflon (*Ovis gmelinii*) (Cransac *et al.*, 1998). Les chemins bien distincts empruntés par les mâles et les femelles lors de l'arrivée à la place d'alimentation témoignent d'ailleurs d'une répartition bien différenciée des deux groupes sur des secteurs de l'enclos.

La deuxième hypothèse est celle d'une histoire sociale différente entre les deux enclos dont les populations sont toutes deux issues de deux groupes d'individus. A Quenza, ce sont quatre individus (1 ♀<sub>7ans</sub>, 1 ♀<sub>4ans</sub>, 1 ♂<sub>1an</sub> et 1 faon ♂) qui ont rejoint, deux ans après, un groupe de 5 individus (1 ♀<sub>6ans</sub>, 1 ♀<sub>4ans</sub>, 1 ♂<sub>3ans</sub> et 2 faon ♀). A Casabianda, 6 individus (5 ♀<sub>1an</sub> et 1 ♂<sub>2ans</sub>) ont rejoint trois ans après, un groupe de 18 individus (1 ♂<sub>6ans</sub>, 1 ♂<sub>4ans</sub>, 3 ♂<sub>3ans</sub>, 2 ♂<sub>2ans</sub>, 3 ♂<sub>1an</sub>, 5 ♀ de 11, 7, 6, 2 et 1 an et 3 faons). Pour les espèces grégaires, l'intégration d'individus, notamment des jeunes, dans un groupe est un élément particulièrement important qui jouera sur la stabilité ultérieure du groupe (Bouissou, 1985). Chez la vache Pie Noire (*Bos taurus*), Le Neindre (1987), a constaté des différences quant aux phénomènes d'intégration d'un jeune dans le troupeau, selon qu'il ait été ou non isolé pendant quelques semaines à partir de l'âge de 13 mois. Les problèmes d'intégration d'individus à un groupe sont généralement plus importants pour ceux qui vont être introduits que pour ceux qui sont déjà « résidents » (Mench *et al.*, 1990). Des expérimentations ont mis en évidence chez la vache, une influence de la taille du groupe introduit dans un troupeau, sur le taux d'interactions agonistiques et la formation de sous-groupes (Faerevik *et al.*, 2007; Menke *et al.*, 2000; Sowerby & Polan, 1977). La taille du groupe résident influera également sur l'intégration d'autres individus. Chez le bison d'Amérique, une structure familiale déjà établie dans le groupe qui sera introduit, facilitera l'intégration sociale (Coppedge *et al.*, 1997). Boe & Faerevik (2003), concluent que l'histoire sociale, le nombre d'individus mis ensemble et la structure des groupes sont des facteurs influant fortement sur l'intégration sociale. Ainsi, les différences de taille, de structure et de cohésion des groupes réunis à Quenza et à Casabianda, ainsi que l'histoire sociale de ces groupes peuvent avoir participé à générer des formes d'organisation sociale différentes pour chaque population. L'intégration sociale a été mesurée chez le cheval de Przewalskii, par le degré de synchronisation des activités au sein du troupeau, car elle constituait une condition essentielle aux relâchers *in natura*. Trois groupes ont ainsi été formés et étudiés, en 1992 dans trois enclos d'une réserve en Mongolie, avec des individus de différentes origines, la majeure partie ne se connaissant pas (Dierendonck *et al.*, 1996). Respectant la structure connue des groupes sociaux habituellement formés par les chevaux, l'intégration sociale s'est rapidement et bien effectuée pour chaque troupeau, alors que le cheval de Przewalskii est connu pour être plus agressif que le cheval domestique (Christensen *et al.*, 2002).

Un troisième facteur pourrait avoir participé et entretenu la formation de cette structure sociale des femelles caractéristique pour chaque enclos, il s'agit des habitudes de déplacement du personnel dans les enclos. Le comportement de regroupement d'individus chez de nombreuses espèces proies est interprété comme une réponse à la pression de prédation (Bertram, 1978; Dehn, 1990; Lima, 1995) assimilable selon Frid & Dill (2002) à un dérangement. Dans une forêt primaire de Pologne, la pratique d'une chasse intensive sur cinq années a induit l'augmentation de la taille des groupes pour la population de cerf élaphe, malgré une baisse de la densité de la population (Jaedrzejewski *et al.*, 2006). DelThompson (2005), a montré par ailleurs, par une étude sur la vigilance de 11 espèces d'ongulés en parc zoologique, que les femelles étaient plus réactives que les mâles aux dérangements. Ainsi on pourrait penser que la « circulation humaine » régulière dans et autour d'une grande partie de l'enclos de Quenza (à pied et/ou en voiture), constitue un phénomène de dérangement bien plus important qu'à Casabianda où une majeure partie de l'enclos n'est que très peu visitée. La réaction des animaux à notre présence dans des zones autres que la place d'alimentation

est d'ailleurs très différente entre les deux enclos. A Quenza, des déplacements dans l'enclos à distance raisonnable des animaux, ne déclenche pas instantanément leur fuite. Contrairement à Casabianda où la fermeture du milieu et la réaction de fuite immédiate, empêchent toute observation en dehors de la place d'alimentation.

L'enjeu n'est pas ici de fournir une contribution respective de chaque hypothèse, mais d'essayer de comprendre et d'expliquer la congruence de facteurs qui ont façonné une organisation sociale des femelles si différente dans les deux enclos. Rappelons que cette structure est restée stable en 2003 et 2004, malgré les forts changements de densité et de sex-ratio dans les deux enclos. Chez le bouquetin des Alpes, la taille des groupes est sensible à la densité (Michallet *et al.*, 1997), de même chez le cerf élaphe de l'île de Rhum, la taille des groupes est corrélée positivement avec la densité des populations (Clutton-Brock *et al.*, 1982). Cette organisation sociale des femelles est par ailleurs d'autant plus prégnante qu'elle génère pendant la période de reproduction, deux patterns différents spécifiques de chaque enclos. A Quenza, le groupe de femelles se scinde en deux autour de deux mâles tandis qu'à Casabianda les structures matriarcales se maintiennent.

### ***II. 3. 1. Structure de population, hiérarchie et comportements agonistiques***

Les études réalisées sur le cerf élaphe ont bien souvent rapporté l'existence d'une hiérarchie établie au sein des groupes sociaux, autant chez les mâles (Appleby, 1980b; Appleby, 1982; Bützler, 1974; Lincoln, 1972), que chez les femelles (Clutton-brock *et al.*, 1984; Thouless, 1990; Thouless & Guinness, 1986). Nous avons également vérifié que cette organisation structurée existait entre les individus et avons constaté qu'elle était fortement linéaire. En outre elle varia très peu entre les différentes périodes et années, malgré des changements de structure de population. Les hiérarchies ont été établies à partir des actes agonistiques observés à la place d'alimentation. Le taux d'interactions agonistiques intra-espèces chez les ongulés est généralement accru en cas de compétition pour une ressource, notamment en hiver pour l'alimentation qui se fait plus rare ; constaté chez le wapiti de Roosevelt (*Cervus elaphus roosevelti*) (Weckerly, 1999), le renne (*Rangifer tarandus*) (Skogland, 1994) le chevreuil (*Capreolus capreolus*) (Espmark, 1974) ou encore la chèvre (*Capra hircus*) (Shi & Dunbar, 2005). Le volume des interactions agonistiques observées dans notre cas était donc fortement accru par la compétition pour la ressource alimentaire limitée et concentrée dans l'espace (Clutton-Brock *et al.*, 1976; Grenier & Barrette, 1999; Masteller & Bailey, 1988). On peut cependant considérer, que la hiérarchie déterminée ne changeait pas du fait de l'attractivité de la place d'alimentation. Hall (1983), a en effet constaté dans une population de cerf élaphe en enclos sur l'île de Rhum, que la hiérarchie entre individus au point d'alimentation, se retrouvait à d'autres moments dans le grand enclos. Une étude menée par Clutton-Brock *et al.* (1976) a de même montré l'invariance de la hiérarchie chez le Poney et la Vache des Highlands lorsqu'un groupe d'individus est ou non en situation de compétition alimentaire.

Au vu de la très faible proportion de réponses agonistiques lors d'une interaction et du caractère univoque des échanges au sein d'une dyade, il semble que la hiérarchie établie au sein des populations de cerfs en enclos régit les interactions entre individus, malgré une forte densité d'animaux sur une surface restreinte. En outre, une grande partie des individus ne

cesse de changer de place, ce qui implique au minimum la reconnaissance de l'autre (au moins d'un point de vue hiérarchique) avant l'émission d'un acte agonistique. Chez les femelles de cerf élaphe, la hiérarchie a souvent été corrélée à l'âge des individus (Hall, 1978), de même chez les femelles de wapiti (Franklin & Lieb, 1979; Franklin et al., 1975) mais aussi chez les mâles de cerf élaphe de moins de cinq ans (Clutton-Brock *et al.*, 1982). Chez les mâles de plus de cinq ans la hiérarchie est habituellement corrélée à la taille et au poids de l'individu (Appleby, 1980a; Suttie, 1979). Johnson *et al.* (2006) considèrent ce facteur prépondérant chez le Wapiti de Tuel (*Cervus elaphus nannodes*), les ramures cassées des mâles ne représentant pas un handicap pendant la période de reproduction.

La hiérarchie est souvent associée à l'alimentation, un individu de haut rang ayant plus accès à une ressource alimentaire limitée qu'un individu de rang inférieur (Appleby, 1980b). Concernant l'accès à l'alimentation, l'objectif était de vérifier l'efficacité du système de distribution mis en place. L'ensemble des mâles de plus d'un an s'alimente un peu plus que les femelles, la majorité d'entre eux (tous ceux de plus de 2 ans) étant dominants sur celles-ci, mais ces dernières ont des besoins nutritifs moindres (Brelurut *et al.*, 1990). Les faons dominés par tous les autres individus, présentent naturellement un accès plus limitée à la ressource, une surreprésentation des mâles, surtout adultes, dans une population de fort effectif aggravant ce phénomène. Les mâles adultes sont en effet observés plus souvent que les autres catégories, s'alimentant seuls à une mangeoire, réduisant ainsi la disponibilité des mangeoires.

En période hors rut, les comportements agonistiques observés pour toutes les classes d'âge et de sexe, sont essentiellement relatifs à l'accès à la complémentation alimentaire distribuée. En période de reproduction, c'est toujours le cas pour les femelles et les faons tandis que pour les mâles, surtout les adultes et sub-adultes, les comportements agonistiques sont majoritairement émis relativement à l'accès aux femelles (Bonnet & Klein, 1991; Clutton-Brock et al., 1982).

Les profils comportementaux agonistiques déterminés, chez le cerf de Corse notifiant une forte différenciation entre les sexes, qui est d'autant plus importante que les mâles sont âgés. Les femelles de tout âge et les faons présentent le même profil toute l'année, car contrairement aux mâles de plus d'un an, ces catégories d'individus ne subissent pas de changements morphologiques importants comme la chute et la repousse des bois. D'avril à juillet, les mâles refont leurs bois, la repousse des velours se caractérisant par une sensibilité toute particulière des bois, que les mâles vont éviter d'entrechoquer. A cette période, leur répertoire comportemental en termes d'actes agonistiques, diffère quelque peu, empruntant des comportements au répertoire des femelles (coup de pattes et morsures) (Bonnet & Klein, 1991; Clutton-Brock et al., 1982). Une fois la fraye des bois terminée, les mâles adultes basculeront dans des profils comportementaux, très différents utilisant alors leurs bois (menace avec les bois et coup de bois), puis interagissant majoritairement à distance pendant le rut par des charges et des approches. A cette période en effet, les interactions de contact pour l'accès aux femelles, qui impliquent un mâle adulte sont très violentes, pouvant ainsi entraîner de graves blessures. De fait les mâles gardent une distance appropriée vis-à-vis des mâles adultes de sorte que les interactions de contact deviennent assez rares en cette période. Les interactions agonistiques entre mâles adultes sont d'ailleurs plus fréquentes en période hors rut qu'en période de reproduction pendant laquelle le risque d'escalade d'une succession d'actes agonistiques menant à un combat, est beaucoup plus important. Les mâles sub-adultes

et les daguets présentent un répertoire comportemental d'actes agonistiques plus diversifié que les mâles adultes tout au long de l'année.

Hors période de rut les femelles adultes, les mâles sub-adultes et surtout les mâles adultes émettent plus d'actes agonistiques que les individus de moins de deux ans, comme l'ont observé Le Pendu *et al.* (2000), dans une population de mouflons sur un site d'alimentation. Franklin & Lieb (1979), pour le wapiti et Clutton-Brock *et al.* (1982), pour le cerf élaphe ont constaté en été des taux d'émissions d'actes agonistiques trois fois plus importants chez les mâles que chez les femelles. Le passage en période de reproduction, est marqué par une chute du taux d'expression des actes agonistiques émis par tous les daguets et tous les mâles sub-adultes. Chez les mâles adultes, certains individus, généralement de haut rang, vont maintenir ou accroître ce taux d'expression, tandis que les autres vont émettre moins d'actes agonistiques. Généralement, le mâle dominant reste sur la place d'alimentation avec les femelles en chassant régulièrement les autres mâles qui tournent autour et rentrent dans le dispositif d'alimentation. Les mâles non dominants sont alors souvent de part et d'autres à des distances interindividuelles plus élevées qu'elles ne l'étaient en dehors du rut, ce qui semble générer une diminution du taux d'interactions. Hediger (1968), définit la distance interindividuelle (« individual distance ») d'un animal comme étant la distance à l'intérieur de laquelle il ne tolérera pas un conspécifique. Elle n'est probablement pas un « set one » mais plutôt une zone de longueur variable dépendante en partie de l'activité dans laquelle l'animal est engagé (Desforges & Wood-Gush, 1975; Dilger, 1960). Vestal & Stoep (1978), ont ainsi montré que la diminution de la distance interindividuelle était corrélée positivement à l'augmentation du nombre d'interactions agressives chez un groupe de chamois (*Rupicapra rupicapra*) captifs lors de l'alimentation en modifiant la distance à laquelle sont situées les mangeoires les unes des autres. Hogan *et al.* (1988), ont également montré l'influence de la taille d'un enclos sur les interactions sociales échangées au sein d'un troupeau chez le cheval de Przewalskii (*Equus przewalskii*). La réduction de l'espace disponible, augmente la fréquence des « transgressions de l'espace personnel », ce qui génère une augmentation des actes agonistiques mais également des actes affiliatifs. De même, chez le mouflon (*Ovis gmelinii*), la manipulation des distances interindividuelles entre mâles en situation de compétition alimentaire a fait apparaître des changements au niveau des types d'actes agonistiques émis (Kidjo, 1999), ce qui pourrait également expliquer les variations des profils comportementaux des mâles, chez le cerf de Corse, en période de reproduction. Pour les mâles adultes et dans les deux enclos, la réduction de l'effectif des mâles, entre 2003 et 2004, a engendré une baisse du taux d'émission de comportements agonistiques pendant le rut surtout à Casabianda (effectif de mâles encore plus restreint qu'à Quenza).

Les taux de réception des actes agonistiques sont en général plus élevés pour les daguets et les mâles sub-adultes. Les femelles sont moins agressées en période de reproduction du fait notamment que les sub-adultes et les daguets sont régulièrement écartés et que l'alimentation présente un intérêt moindre pour les mâles. On note pour ces taux de réception une différence entre les deux enclos, les daguets et sub-adultes de Casabianda recevant plus d'actes agonistiques en période de rut, alors que l'on ne constate pas de forte variation entre périodes pour les daguets et sub-adultes de Quenza.

Pendant le rut, le mâle dominant à la place d'alimentation « tolère » beaucoup moins la présence des autres mâles, quels qu'ils soient. Cette « intolérance » du mâle dominant s'est

d'ailleurs avérée différente à Quenza et à Casabianda surtout vis-à-vis des mâles sub-adultes et des daguets. Ces derniers étaient en moyenne moins présents dans et autour de la place d'alimentation à Casabianda qu'à Quenza, durant les trois périodes de rut étudiées. Les évictions quasi systématiques des jeunes mâles à Casabianda, reflètent les taux de réception plus élevés pour ces catégories d'individus. Cette différence de comportement des mâles dominants entre les deux enclos vis-à-vis des sub-adultes et des daguets pourrait être expliquée à la fois par la différence de perception visuelle entre les individus et la structure sociale de la population.

Les mâles adultes émettent des actes agonistiques majoritairement vers d'autres mâles, agressant moins les femelles et assez peu les faons. Pendant le rut, cette différence est encore plus marquée par une augmentation du taux d'actes agonistiques émis par les mâles et une diminution du flux de ces interactions vers les femelles et les faons. En période de refait des bois, notamment au début, lorsque seuls les mâles adultes ont tombé leurs bois, les sub-adultes et les daguets agressent régulièrement les grands mâles décoiffés. C'est une phase durant laquelle la hiérarchie entre tous les mâles est très changeante au jour le jour selon que tel ou tel individu perd ses bois. Cependant assez rapidement, une fois que tous les mâles sont décoiffés, les adultes étant déjà en repousse des velours, la hiérarchie redevient stable, les comportements agonistiques s'inversant alors entre les adultes et les jeunes mâles. Les sub-adultes interagissent entre eux mais également avec les daguets et les femelles. Il en est de même pour les daguets excepté qu'ils n'agressent pas les mâles sub-adultes. Cette disparité pour les sub-adultes et les daguets, quant aux différentes catégories d'individus qu'ils agressent, pourrait être à l'origine du répertoire comportemental plus varié qu'ils manifestent. Le Pendu *et al.* (2000), ont ainsi montré, pour les mâles mouflons, la prévalence de certains types d'actes agonistiques selon les catégories d'individus à qui ils s'adressaient.

Quelle que soit la période, les femelles adultes interagissent entre elles et agressent les bichettes, les faons mais aussi les daguets. En effet, une partie des femelles adultes sont dominantes vis-à-vis des daguets, comme l'ont constaté Clutton-Brock *et al.* (1982) pour le cerf élaphe ou Townsend & Bailey (1981) pour le Cerf à queue blanche des forêts du Nord (*Odocoileus virginianus borealis*). En période de reproduction nous avons constaté chaque année dans les deux enclos un léger glissement des interactions agonistiques émises par les femelles adultes vers les faons. Une première explication de ce phénomène est la naissance des faons qui a lieu au cours de la période hors rut alors qu'ils sont présents du début à la fin du rut, ce qui accroît la probabilité d'agression. Une deuxième explication pourrait faire intervenir un état hormonal particulier des femelles à ce moment de l'année qui mettrait en exergue une certaine agressivité vis-à-vis des faons, agressivité qui se manifeste notamment auprès de leur bichette ou daguet, à l'approche de la mise bas (Bonnet & Klein, 1991). Hurnik *et al.* (1975), recommandent ainsi aux éleveurs de bovins d'éviter de mettre ensemble des vaches en œstrus car elles manifestent un taux d'agressivité plus important à cette période.

A Casabianda en 2004, les mâles adultes ont présenté toute l'année un comportement agonistique inhabituel vis-à-vis des faons mais aussi des femelles, les agressant proportionnellement plus que dans les trois autres situations, ceci malgré une diminution de l'effectif de la population favorisant une moindre compétition et donc une diminution du taux d'actes agonistiques émis par les mâles adultes. Cette année à Casabianda a été marquée par



un très faible effectif de sub-adultes et surtout de daguets. Il semblerait que ces catégories d'individus jouent une sorte de rôle « tampon » par rapport aux mâles adultes, vis-à-vis des faons et des femelles. Les mâles adultes présenteraient une sorte de nécessité d'interagir de façon agonistique avec les autres individus en s'adressant prioritairement aux mâles sub-adultes et aux daguets, qui « serviraient de défouloir » (sont du moins compatibles pour cette activité). Une sous-représentation de ces derniers induirait alors une redirection des actes agonistiques vers les catégories d'individus présentes que sont les faons et les femelles.

Nous avons constaté une différence entre les deux enclos de Quenza et de Casabianda, en termes de profil comportemental agonistique, caractérisant surtout les daguets en période de rut. Ce phénomène est probablement lié à l'effectif de cette classe d'âge mais aussi sûrement à l'organisation sociale de la population. En effet les daguets émettent plus d'actes agonistiques vers les femelles à Casabianda qu'à Quenza et interagissent beaucoup moins entre eux. D'une part, à Quenza, l'effectif de cette catégorie d'individus était toujours d'un minimum de trois tandis qu'à Casabianda en 2004, il ne restait qu'un daguet qui a également redirigé ses comportements agonistiques vers d'autres individus (femelles et faons). D'autre part, les dendrogrammes des structures sociales de la population de Quenza montrent la constitution d'un sous-groupe de daguets au sein du grand groupe de femelles ce qui implique que ces individus côtoient très régulièrement les femelles. En nature, au moment du rut ils sont généralement chassés par les mâles du trio familial (biche, daguet, faon) et s'associent entre individus de même âge (Bonnet & Klein, 1991; Carranza & De Reynal, 1987). A Casabianda en 2003, la prédominance des petites unités familiales fait que certains daguets restent avec leur mère, ne côtoyant ainsi que très peu les autres daguets et autres femelles. Il peut s'en suivre alors à la place d'alimentation des émissions de comportements agonistiques différentes, selon les affinités sociales des individus. On remarque d'ailleurs pour cette catégorie, une différence entre les deux enclos, au niveau des types de comportements émis pendant le rut qui sont majoritairement des interactions à distance pour les daguets de Casabianda, peu familiers et donc moins tolérants entre eux que ceux de Quenza. Les daguets de Quenza forment eux majoritairement un sous-groupe au sein du groupe de femelles. Bouissou & Hövels (1976) et Faerevik *et al.* (2007), ont montré la forte influence des affinités sociales établis entre individus familiers. Chez les bovins, les individus non familiers présentent un taux d'interactions agonistiques plus élevé et maintiennent des distances interindividuelles plus importantes entre eux que ne le font les individus familiers.

En résumé, l'accès à l'alimentation pour les femelles et les faons semble dépendre de facteurs congruents tels que l'effectif de la population et la sex-ratio, catégories d'individus qui ont en commun d'être dominées par les mâles de plus d'un an. Les patterns de comportement agonistiques émis sont assez rigides pour les femelles et les faons. Ils dépendent pour les mâles adultes de la période à laquelle ils sont exprimés.

La structure de la population couplée à une forme d'organisation sociale semble par contre modifier les types de comportements agonistiques émis par les daguets en période de reproduction. Le nombre de mâles sub-adultes et de daguets présents dans la population paraît être un élément structurant du flux d'actes agonistiques émis par les mâles adultes. Enfin

l'ouverture du milieu, qui régit la distance de perception visuelle entre individus, semble être à l'origine d'une différence de tolérance des mâles par le mâle dominant.

## ***II. 4. Comportement reproducteur***

La connaissance des phénomènes de reproduction et de la participation des individus à celle-ci est un problème important tant du point de vue de la gestion que du point de vue de la compréhension du fonctionnement des populations. En effet dans une population captive, s'il est plus aisé d'appréhender la participation des femelles, il est beaucoup plus délicat de connaître la contribution réelle des mâles. En général chez les ongulés, la participation au rut d'un point de vue comportemental est beaucoup plus intense pour les mâles adultes que pour les sub-adultes, les très vieux mâles et les très jeunes mâles ; ce qui a été montré pour l'élan (*Alces alces*) (Mysterud *et al.*, 2005) et le Bison d'Amérique (*Bison bison*) (Maher & Byers, 1987). Yoccoz *et al.* (Yoccoz *et al.*, 2002) ont de même mesuré cet « investissement » comportemental des mâles, chez le cerf élaphe, par l'appréciation de la perte de poids. Ils ont alors constaté que l'augmentation de la densité de la population générait une diminution de l'effort individuel, confirmant notamment la diminution de la fréquence des combats entre mâles (Clutton-Brock *et al.*, 1982).

### ***II. 4. 1. Activité de brame***

La période du brame s'accompagne, surtout chez les mâles adultes, d'un changement radical de comportement qui génère de profondes modifications dans ses relations sociales avec ses congénères. Ahlén (1965), mais également Pépin *et al.* (2001), ont constaté la précocité du brame chez le cerf élaphe en captivité qui débute une dizaine de jours avant l'apparition de celui-ci en milieu naturel, dans la même région. Pépin *et al.* (2001), comparant leurs données avec celle de Clutton-Brock & Albon (1979), ont par ailleurs obtenu des durées similaires quant à la période d'émission de brames par les mâles. Selon des informations rapportées sur les brames entendus sur les sites de relâcher en Corse, il semblerait que la période de brame en enclos soit aussi plus précoce, débutant fin août-début septembre, et dure plus longtemps, persistant jusqu'à la fin du mois d'octobre.

L'activité de brame est caractérisée par un accroissement progressif en début de saison de reproduction, atteignant un pic sur une dizaine de jours, pour décroître ensuite de manière plus brutale (Clutton-Brock & Albon, 1979), ce que nous avons observé dans les deux enclos. Selon Mazzarone *et al.* (1991), cette activité varie selon le moment de la journée, et s'intensifie durant la nuit. Malgras & Maillard (1996), ont cependant montré l'absence de pic d'émission de brames quotidiens, entre 19h et 6h45, dans une population de cerf élaphe dans le Parc national des Cévennes. De plus, Pépin *et al.* (2001), ont également constaté que le niveau de vocalisation, dans une ferme d'élevage de cerf élaphe, ne différait pas significativement durant la journée et baissait de manière importante uniquement entre 4h et 6h et 20h et 22h, pour deux des trois mâles observés.

En créant une situation particulière dans les deux enclos, où l'on attire les femelles (et donc les mâles) au point d'alimentation, nous n'avons pas considéré que le moment de la journée

était un paramètre biaisant le recueil de nos données ; et nous avons mesuré des niveaux de brames similaires dans les deux enclos, excepté à Quenza en 2004.

Le brame est un paramètre acoustique qui a été utilisé comme indicateur biologique pour le recensement des populations *in natura* (Langvatn, 1977) ; il permettrait de préciser le rapport des sexes et vient en complément des comptages nocturnes au phare, qui selon Klein (1982), auraient tendance à sous-estimer le nombre de cerfs mâles adultes. Malgras & Maillard (1996), ont en effet mis en évidence une forte corrélation entre le nombre de cerfs bramant et le nombre de raires émis. Peut-être est-ce une particularité des populations en captivité, mais nous n'avons trouvé aucune relation entre l'activité de brame et la structure et/ou l'effectif de la population. Le niveau d'activité de brame s'est avéré être une caractéristique propre à chaque mâle dominant. Nous avons d'ailleurs constaté selon les mâles dominants une évolution de l'activité de brames qui pouvait suivre celle de la totalité des autres mâles ou au contraire être très différente. Sanchez-Pietro *et al.* (2004), ont constaté des faits similaires en suivant quatre places de brame *in natura* de cerf élaphe en Espagne. Dans notre étude, les mâles dominants à la place d'alimentation bramaient généralement plus fréquemment que les mâles adultes non dominants, du fait de la présence de la majorité des femelles de l'enclos au point de nourrissage. Les mâles adultes, émettant des comportements sexuels sur les femelles, enchaînent généralement juste après par l'émission d'un brame. Carranza *et al.* (1990), ont de même mesuré une fréquence plus importante de brames émis par les mâles lorsqu'ils étaient en compagnie de femelles que lorsqu'ils étaient seuls.

#### ***II. 4. 2. Comportements sexuels***

Chez les mammifères herbivores, les patterns de reproduction des mâles sont généralement dépendants de la distribution et de la répartition des femelles (Jarman, 1974; 1983), la répartition de ces dernières étant elle-même dépendante de la distribution des ressources (Davies, 1991; Emlen & Oring, 1977; Reynolds, 1996). Gosling (1986), a notamment décrit chez plusieurs espèces d'antilopes les différentes stratégies rencontrées chez les mâles d'une même espèce, un mâle se déplaçant avec un harem de femelles ou bien défendant un territoire vis-à-vis des autres mâles, voire un micro-territoire jouxtant celui d'autres mâles (phénomène de lek).

Bien que nous n'ayons pas émis pour hypothèse que la distribution des ressources régisse la répartition des femelles dans les enclos, la supplémentation en nourriture génère l'attraction des femelles pendant le rut sur une aire géographique restreinte. Cependant, cette distribution des femelles liée à l'apport alimentaire reste très limitée dans le temps à l'échelle journalière. C'est la structure sociale observée dans les enclos qui rend le mieux compte de la répartition des femelles en général. Cette distribution s'est avéré par ailleurs très différente entre les deux enclos de Quenza et de Casabianda. Rappelons que les femelles semblaient se déplacer en un seul grand groupe à Quenza tandis qu'à Casabianda, on observait plusieurs petites unités familiales semblant occuper des aires distinctes de l'enclos.

Nous avons observé le radical changement comportemental des mâles durant les périodes de reproduction, les mâles dominants exprimant de nombreux comportements sexuels vers les femelles et vocalisant à une fréquence élevée en leur présence. Les mâles sub-adultes interagissent également avec les femelles mais à un degré moindre que les mâles dominants avec les femelles à la place d'alimentation. Cette différence est d'autant plus prononcée en ce

qui concerne les daguets et les très vieux mâles. Les daguets, bien qu'attirés par les femelles se retrouvent bien souvent dominés par une partie d'entre elles et se font parfois agresser en réponse aux comportements sexuels qu'ils émettent. Dans le cas d'un très vieux mâle ou d'un mâle adulte diminué (malade), ceux-ci restent à une distance très importante du mâle dominant et donc des femelles pendant l'alimentation. Le taux de comportements sexuels émis par les mâles adultes est probablement lié en partie au nombre de femelles présentes mais également au temps imparti à l'émission d'actes agonistiques vis-à-vis des autres mâles. Il pourrait être également une caractéristique individuelle comme nous l'avons vu pour l'activité de brame. Les différences quant aux taux d'émissions des comportements sexuels sont les plus importantes entre les deux mâles dominants des deux enclos en 2004, le mâle de Quenza émettant deux fois plus de comportements agonistiques que celui de Casabianda, mais corrélativement autour de deux fois moins de comportements sexuels. Le nombre de femelles plus important à Casabianda pourrait expliquer un taux de comportements sexuels émis par les mâles dominants plus élevé dans ce même enclos.

La différence la plus importante observée entre les mâles adultes de Quenza et ceux de Casabianda réside cependant dans le type de comportements sexuels émis vers les femelles. Les deux premières années à Quenza, les mâles émettent une majorité de comportements de *herding* tandis que chaque année, les mâles adultes de Casabianda font beaucoup plus de *tentatives de saillies* et de *flairages intensifs*. Ces comportements pourraient refléter les différents patterns de reproduction adoptés par les mâles entre les deux enclos.

Nous supposons que la formation habituelle d'un grand groupe de femelles à Quenza prédispose comme pattern de reproduction pour le mâle dominant, à tenir un harem, tandis qu'à Casabianda, la structure éclatée des groupes de femelles encourage les mâles à la défense de territoires. Carranza *et al.* (1990; 1995), ont tout d'abord constaté ce phénomène *in natura* pour le cerf d'Espagne (*Cervus elaphus hispanicus*), pour ensuite décrire le comportement territorial de certains mâles qui défendaient un espace pendant le rut même en l'absence de femelles. Alors que le mâle cerf élaphe était majoritairement décrit comme « helder », rassemblant et suivant un groupe de femelles (Clutton-Brock *et al.*, 1982), il présenterait de fait une plasticité intra-spécifique bien plus importante selon les facteurs écologiques, dans son comportement de reproduction (1995; Carranza *et al.*, 1990; 1995; Sanchez-Prieto *et al.*, 2004) au niveau intra et inter population. Ce constat a également été effectué pour le daim (*Dama dama*) (Pemberton & Balmford, 1987; Schaal & Bradbury, 1987), pour le wapiti (*Cervus canadensis*) (Geist, 1982; Knight, 1970), pour le topi (*Damaliscus lunatus*) (Gosling, 1991) ou encore pour les zèbres et les chevaux (Rubenstein, 1986). Lincoln *et al.* (1970), Gibson & Guinness (1980a) et Clutton-Brock *et al.* (1982), ont décrit le comportement chez le cerf élaphe du mâle rejoignant un groupe de femelles, le suivant dans ses déplacements tout en essayant de maintenir la cohésion entre les femelles par des comportements de regroupement (*herding*) et défendant l'accès des femelles aux autres mâles.

C'est ce que nous avons majoritairement observé à Quenza lors des ruts de 2002, 2003 et 2004, la cohésion au sein du groupe de femelles permettant plus facilement au mâle dominant de tenir un harem comportant un nombre conséquent de femelles. C'est pourquoi les mâles dominants de Quenza, dans une population qui comporte de nombreux autres mâles (2002 et 2003), réalisent majoritairement des comportements de *herding* pour maintenir le groupe de femelles. En 2004, ayant à faire face à beaucoup moins de mâles satellites qui essayent « d'éclater » le groupe de femelles en les poursuivant (Carranza *et al.*, 1990), le mâle dominant effectuait moins de *herding* sur les femelles.

A Casabianda, la structure éparpillée des groupes de femelles ne permet pas au mâle dominant de maintenir la cohésion entre un grand nombre de femelles et les mâles présentent ainsi beaucoup moins des comportements de *herding* qu'à Quenza. Il semblerait que le pattern de reproduction adopté à Casabianda soit plus tourné vers la défense de territoire, le dominant s'accaparant notamment la place d'alimentation. Ces différents types de comportements reproducteurs entre les mâles adultes des deux enclos pourraient également expliquer la différence des comportements agonistiques émis. En effet selon les limites du territoire du mâle dominant à Casabianda, il se pourrait qu'il charge systématiquement un mâle apparaissant à l'orée du maquis qui borde la place d'alimentation. Contrairement à Quenza où le mâle défendrait un harem dont les limites sont plus mobiles (les femelles pouvant être d'un côté ou de l'autre du système d'alimentation). La différence également constatée au niveau de la « tolérance » des dominants vis-à-vis des autres mâles pourrait avoir comme origine le nombre de mâles qui tentent de « dérober » les femelles, peu de mâles générant une éviction systématique tandis, qu'un grand nombre de mâles présent conduirait rapidement le dominant à l'épuisement. Les mâles satellites parviennent parfois, à force de harcèlement surtout s'ils sont en nombre, à passer outre le dominant et poursuivre une femelle en œstrus, la faisant fuir dans le maquis (Carranza *et al.*, 1990). Le dominant reste le plus souvent avec le groupe de femelles, ne suivant pas les autres mâles et la femelle poursuivie. Même si, seuls les mâles de plus de trois ans se reproduisent, les sub-adultes et les daguets participent activement au harcèlement des femelles et génèrent ainsi une forte activité agonistique du mâle dominant. Ils favoriseront, en accentuant jour après jour l'épuisement de ce mâle dominant, sa destitution par un autre mâle adulte. En 2004, dans les deux enclos, une faible représentation de ces classes d'âge chez les mâles, couplée à l'absence d'un grand mâle dans la force de l'âge, a permis à un seul mâle d'être dominant pendant tout le rut.

### ***II. 4. 3. Succès reproducteur des mâles***

Selon l'hypothèse fonctionnelle, l'activité de brame d'un mâle serait représentative de la condition physique et de la capacité à combattre et à se reproduire de l'individu (Clutton-Brock & Albon, 1979). Les femelles pourraient ainsi faire le choix du meilleur reproducteur, étant attirées par les mâles dont la fréquence de raires émis est importante (McComb, 1988; McComb, 1991). Selon McComb (1987), un mâle pourrait même améliorer son succès reproducteur en bramant régulièrement, le brame déclenchant l'œstrus plus précocement chez les femelles. Chez le cerf élaphe, plusieurs facteurs influant fortement sur le succès reproducteur des mâles, ont été identifiés, comme le poids (Clutton-Brock *et al.*, 1979), la taille des bois (Kruuk *et al.*, 2002), l'aptitude au combat et le rang hiérarchique (Clutton-Brock *et al.*, 1982). Nous n'avons, pour notre part, sur les trois années testées, trouvé aucune corrélation entre le succès reproducteur des mâles et les paramètres relevés lors de nos observations (activité de brame, comportements agonistiques et sexuels, rang hiérarchique, temps de dominance pendant le rut). La monopolisation sexuelle des femelles par le dominant à la place d'alimentation ne permet pas non plus d'avoir des informations fiables sur la réalité des appariements. Un de nos objectifs était de voir si des paramètres comportementaux que l'on pouvait mesurer, nous permettrait d'avoir des informations quant à la distribution des paternités au sein d'une cohorte, afin de disposer d'un indicateur permettant de faciliter la gestion de la reproduction au sein des enclos, en favorisant la diversité génétique. Malgré

tout, l'étude de la paternité sur la période 2002-2004 et du fonctionnement social des populations des deux enclos, nous a permis de caractériser des particularités pour chaque enclos qui peuvent être mises en relation. L'indice d'équirépartition calculé en fonction de tous les mâles potentiellement reproducteurs dans les enclos s'avère plus élevé à Casabianda ( $J=0,76$ ) qu'à Quenza ( $J=0,68$ ). La participation à la reproduction des mâles serait donc mieux répartie dans la population de Casabianda que dans celle de Quenza. Gibson & Guinness (1980b) ont estimé cette variabilité intra-cohorte dans une population de l'île de Rhum comme étant importante et non dépendante de l'âge pour les mâles de plus de quatre ans. Il semblerait pour les deux populations captives que nous avons étudiées, que la structure sociale des femelles avant la période de rut, ait un impact fort sur le déroulement de la reproduction. Ainsi, à Quenza, la cohésion au sein du groupe de femelles, favorisant la constitution d'un harem par un mâle dominant, nécessiterait une forte représentation des daguets, sub-adultes et adultes, pour permettre la participation à la reproduction de plusieurs mâles. Tandis qu'à Casabianda, la dispersion en plusieurs groupes des femelles, ne permettant pas la constitution d'un harem important, permettrait, même en présence de peu de mâles, un accès à la reproduction d'une plus grande proportion d'entre eux.



## **7. Conclusion**





Nos travaux de recherche, s'inscrivant dans le cadre du programme de sauvegarde et de réintroduction du cerf de Corse, avaient pour objectif de dresser le bilan des caractéristiques phénotypiques, sanitaires, démographiques, biologiques, éco-éthologiques et génétiques des populations d'élevage en Corse. D'un point de vue phénotypique, nous avons constaté deux principales différences entre le cerf de Corse et le cerf élaphe continental. Le cerf de Corse est plus petit alors que ses vocalisations présentent une fréquence fondamentale plus basse, surtout pour le mâle. Les contextes et comportements d'émission des vocalisations sont cependant très similaires et les cycles biologiques des deux taxons sont également très semblables. Les investigations sur les parasites et les pathologies ont révélé un état sanitaire des populations captives plutôt satisfaisant pour des populations captives non traitées. Le développement des populations des enclos de Quenza et de Casabianda s'est d'ailleurs effectué progressivement et sans accident démographique majeur. Le système d'alimentation utilisé pour ces deux enclos semble efficace, l'accès à l'alimentation pour les femelles et les faons étant toutefois dépendant de facteurs congruents tels que l'effectif de la population et la sex-ratio, un fort effectif d'individus et surtout de mâles adultes limitant l'accès aux mangeoires par les femelles et les faons.

Les profils d'émission et les flux d'actes agonistiques sont caractéristiques des catégories d'âge et de sexe mais peuvent fluctuer en fonction de la structure de la population, de l'organisation sociale et de l'ouverture du milieu. La hiérarchie établie, fortement linéaire et assez stable, régit les interactions entre les individus au sein des populations. Nous avons observé deux types d'organisation sociale chez les femelles pour chaque enclos qui ne varie pas malgré les changements de structure et d'effectif des populations. A Quenza, dans un milieu ouvert, la ségrégation des sexes est très forte, toutes les femelles formant un groupe social. La formation d'un grand groupe de femelles prédispose comme pattern de reproduction « un mâle dominant contrôlant un harem ». A Casabianda, dans un milieu plus fermé, la ségrégation intra-sexe pour les femelles en plusieurs petites unités familiales est tout aussi marquée que la ségrégation sexuelle. Cette structure éclatée des groupes de femelles encourage les mâles à la défense de territoires. L'organisation sociale des femelles semble imposer ainsi des patterns de reproduction différents pour les mâles qui ont une implication en termes de participation des mâles à la reproduction, la dispersion en plusieurs groupes des femelles permettant, même en présence de peu de mâles, un accès à la reproduction d'une plus grande proportion d'entre eux. Bien que le polymorphisme génétique des trois populations soit faible, elles restent à l'équilibre d'Hardy-Weinberg. Malgré un nombre très restreint d'individus fondateurs (N=13), le fonctionnement propre aux populations conjugué à une gestion majoritairement empirique des translocations et des relâchers, ont permis de constituer trois populations qui ne présentent pas de problèmes de consanguinité

L'étude des populations captives, leur observation suivie et intensive, nous a permis de mieux comprendre le fonctionnement des populations dont la finalité est le repeuplement de l'île. Régulièrement, des opérations de relâcher d'animaux dans la nature sont effectuées avec succès tant par l'acceptation des nouveaux arrivants par les populations locales, que par les indices démographiques favorables (naissances et animaux non marqués observés régulièrement).

La réalisation de ce travail de thèse a été également une formidable occasion de s'interroger sur la meilleure conduite à tenir pour assurer dans l'avenir la poursuite de ce programme.

Rationaliser la gestion des populations, notamment en terme d'effectifs, de structure, d'âge et de sexe, de translocations, de mode d'apport de la nourriture, de suivi sanitaire, conserver une production d'animaux sains pour d'autres opérations de relâcher, voilà ce qui doit constituer le rôle premier des enclos. Mais à la lumière des particularismes mis en évidence (morphologie, vocalisation), il conviendrait d'ajouter deux objectifs complémentaires : la conservation de la diversité de la population fondatrice, et surtout la poursuite d'un programme de suivi biologique des populations captives. Certes, la captivité ne permet pas de traiter bon nombre de questions d'écologie de l'espèce (notamment ceux liés à l'utilisation des habitats et de la spatialité), mais elle peut être un bon outil pour résoudre des problèmes directement liés à la gestion (problèmes de pathologie notamment) et d'accroître nos connaissances sur l'éco-éthologie comparée de ces populations.

Tout autant que le fonctionnement des enclos, l'étude des populations réintroduites devrait être maintenant envisagée rapidement et un plan d'action mis en place. Au delà du suivi par radiolocalisation d'une partie des animaux relâchés, c'est un réseau d'observation des populations en nature qu'il conviendrait de mettre en place. Le succès de la réimplantation du cerf en Corse sera confirmé lorsque ces populations de grands ongulés non soumises à prédation seront régulées par la chasse. Avec leur inévitable et souhaitée expansion, les populations de cerfs généreront des conflits liés aux activités humaines. Accidents de la circulation, surexploitation de certains milieux forestiers, dégâts par piétinement et abrutissement des cultures spécialisées (maraichage, arbres fruitiers), l'avenir du cerf en corse rencontrera les exigences de l'activité humaine. L'urgence est peut être dès maintenant de prévoir ces conflits, en impliquant dans ce réseau les populations locales (habitants, chasseurs, écologistes, scientifiques) et d'assurer ensemble le suivi du développement numérique et spatial des populations.

Le cerf corso-sarde, sous-espèce (?), écophénotype (?), juste un terme de « situation » qui ne devrait servir qu'à le caractériser au sein des cervidés, et ne pas être un critère de décision quant à sa conservation. Faut-il d'ailleurs réellement justifier par des motivations partielles ou partiales, la réintroduction d'une espèce dans un écosystème d'où elle a été éliminée du fait de l'homme ? La réponse est « oui » quand on se place dans le contexte classique et actuel, qui impose un cadre légal, souvent rigide. Selon ce dernier, il faut l'aval des décideurs, et dans une optique de réussite l'adhésion de la population au projet (notamment de la population locale) s'avère indispensable. A la question « Pourquoi ? », une série de réponses justifiera plus ou moins maladroitement la réalisation d'un tel projet. Protéger, restaurer .... des espèces, des écosystèmes qui ne seront de toute façon plus ce qu'ils étaient, pour deux raisons essentielles, (1) tant ils ont été auparavant modifiés par l'homme (anthropisation et développement industriel et technologique) de façon directe ou indirecte et (2) ces écosystèmes sont en « équilibre dynamique » et ne cessent d'évoluer si on leur en laisse le temps. De par leur complexité, nous n'avons d'ailleurs qu'une connaissance limitée de leur fonctionnement, ce qui nous amène inévitablement à prendre des décisions arbitraires. L'espèce se verra attribuer alors une palette de « rôles » bien différenciés, que ce soit au

niveau biologique (au niveau de l'écosystème, de la diversité biologique, etc....) ou anthropique (valeur patrimoniale, cynégétique, économique, etc....).

Dans le cas du cerf de Corse, pourra émerger le « rôle » de ce cervidé en tant qu'agenceur écosystémique dans une Corse où la forte dynamique végétale tend à modifier les équilibres en place les milieux ouverts issus du pâturage ne cessant d'évoluer vers l'enfrichement.

Bien loin des normes administratives et des vérités péremptoires de gestionnaires avisés, un vieil ami corse m'a dit un jour : « *Certains apprécieront le retour du cerf en Corse du fait de sa présence ici par le passé, d'autres simplement pour le plaisir d'écouter ses polyphonies un soir de septembre au cœur du maquis.* »





**8. *Recommandations pour***  
***la poursuite du***  
***programme de***  
***réintroduction du cerf en***  
***Corse***



Depuis leur création, les trois enclos, gérés de façon empirique, ont rempli correctement leur fonction de production d'animaux sains à des fins de relâcher. Cependant l'étude que nous avons menée permet de proposer des améliorations dans la conduite de ces élevages afin d'une part de mieux conserver la richesse des informations que procure le suivi des animaux, et d'autre part d'améliorer le ratio production/perte d'animaux.

En premier lieu, il convient de mieux définir les objectifs assignés à ces enclos. D'une simple fonction de production d'animaux, les enclos doivent devenir non seulement des **systèmes de production d'individus sains**, mais aussi **des moyens de parfaire les connaissances du le cerf corso-sarde**. Plus que de produire un certain nombre d'animaux, ils doivent permettre d'apporter le maximum de diversité à la population en nature tout en conservant cette diversité génétique au sein des populations captives.

Un certain nombre d'actions peuvent être identifiées pour améliorer le fonctionnement des enclos. Nous les détaillons ci-après sous forme d'objectifs :

### **1. Assurer un suivi individuel des animaux :**

Connaître l'histoire de vie de chaque animal captif est un élément clé d'une bonne gestion de la population. Connaître la période de sa naissance, l'identité de la mère et du père (par analyse génétique), son évolution morphologique au cours du temps, les événements marquants de sa vie (pathologie, blessure, nombre de descendants), autant d'éléments qui permettent de comprendre la place d'un animal dans la population et d'orienter son devenir (relâché en nature, translocation dans un autre enclos, conservation dans le même enclos).

La capture et **le marquage avec un collier de couleur distinctif** est l'élément clé de la connaissance d'un animal. Pour les faons, le marquage avec une boucle d'oreille est à réaliser dès le plus jeune âge.

La **constitution d'un cahier d'élevage** pour chacun des trois enclos avec une fiche particulière pour chaque animal est la seconde chose à mettre en place. Ce cahier, inspiré des cahiers d'élevage classique doit contenir toutes les informations relevées concernant chaque animal soit lors d'observations visuelles, soit lors de captures : les observations (voir ci-dessous), les poids, les interventions réalisées (capture, soins, prélèvements).

Lors des séances de nourrissage régulières des animaux, **le relevé d'un certain nombre d'observations** (état général, appartenance à un groupe, statut reproducteur) constitue la meilleure façon de recueillir les informations de base permettant de bâtir l'histoire de vie de chaque individu.

### **2. Rationnaliser le nourrissage :**

L'accès d'un maximum d'animaux à la nourriture de complément nécessite **un apport d'aliments en quantité suffisante et réparti sur l'aire d'alimentation** de façon

suffisamment espacée pour réduire les phénomènes de compétition alimentaire entre les individus.

La quantité de nourriture distribuée doit être pesée régulièrement afin de connaître le plus exactement possible l'apport effectué. Les données fournies par l'élevage de cerfs de l'INRA de Theix constitue une base qu'il convient de moduler régulièrement en fonction de la nourriture disponible dans l'enclos (repousse de printemps, glandée automnale, chute de neige) et des besoins particuliers des animaux à certaines étapes de leur cycle biologique (mise-bas, allaitement, rut). Les ressources naturelles disponibles étant très variables, il conviendrait d'ajuster empiriquement l'apport de nourriture en fonction de l'état des animaux et de leur avidité aux mangeoires.

La distribution de la nourriture telle qu'elle est pratiquée actuellement doit être conservée. Une vingtaine d'auge à grain doivent être répartie sur l'ensemble de l'aire de nourrissage et le foin doit être distribué sur plusieurs râteliers, les animaux consommant très mal le foin au sol.

Il est également indispensable de continuer l'entretien des prairies afin de prodiguer aux animaux une ressource alimentaire naturelle supplémentaire.

### **3. Assurer un suivi sanitaire :**

Le suivi sanitaire de la population de chacun des enclos doit être assuré en utilisant quatre sources d'information complémentaire.

Lors des séances de nourrissage, **repérer les animaux chétifs et les signes cliniques** permettant de suspecter une pathologie.

- Effectuer **des prélèvements de sang et de fèces** sur tous les animaux capturés lors des séances de capture pour marquage ou exportation.
- Faire une **récolte de fèces chaque mois** pour assurer un contrôle régulier du parasitisme.
- Réaliser une **autopsie de tout animal** trouvé mort.

### **4. Etablir une structure de population satisfaisante :**

Que ce soit pour conserver la diversité génétique de la population captive et le bon fonctionnement de la reproduction, il convient **d'intervenir régulièrement sur l'effectif et la structure en âge et sexe** de celle-ci. En choisissant les animaux à relâcher en nature, à conserver sur place ou à transférer dans un autre enclos, on peut lors de chaque capture intervenir sur la population de l'enclos.



Un **effectif réduit** et une **sex-ratio en faveur des femelles** permet d'amoinrir la surexploitation de la végétation et favorise un meilleur accès à la supplémentation alimentaire pour toutes les catégories d'individus.

Il semble cependant important d'un point de vu fonctionnement social d'avoir dans une population une **représentation non négligeable de mâles sub-adultes et de daguets** (au moins 2 sub-adultes et 2 daguets), sur lesquels les mâles adultes vont préférentiellement émettre des actes agonistiques.

Afin de maximiser la diversité génétique en favorisant la participation d'une majorité de mâles à la reproduction, il paraît important de tendre vers une organisation sociale particulière des femelles. La **formation de petits groupes de femelles** semble en effet **générer une moindre disparité de la participation des mâles potentiellement reproducteurs**, notamment lorsqu'il n'y a pas un grand nombre de mâles dans l'enclos.

Cette **structure sociale** existant déjà à Casabianda, serait à **reproduire dans l'enclos de Quenza**. Un facteur sur lequel l'on peut jouer est la socialité des individus, en translocant notamment depuis Casabianda **un ou deux groupes de femelles**. Le **choix des individus** serait à effectuer en fonction également des **génotypages** réalisés afin de réduire la diversité génétique entre les populations.

## 5. Reconversion de l'enclos d'Ania

Dernier point, il conviendrait de s'interroger sur la nécessité de conserver 3 enclos de production. Les informations recueillies sur les populations issues des animaux relâchés permettent d'estimer que l'effectif en nature est à ce jour supérieur à 200 individus. Des faons sont observés chaque année, et des grands mâles sont régulièrement repérés. Les enclos de Quenza et de Casabianda, situés dans deux habitats et à deux altitudes différentes, où les populations sont maintenant bien connues, pourraient être conservés. L'enclos de Ania, situé à une altitude moyenne et où le milieu est très fermé pourrait être reconverti en enclos de reproduction pour les mouflons dans le cadre du programme LIFE –Mouflon.

## 6. Préparer la gestion des populations *in natura*

Bien que ne faisant pas partie des objectifs de cette thèse, nous pensons que la gestion des nouvelles populations naturelles de cerf, qui représente l'étape ultime de l'opération de repeuplement de la corse en cerf, doit être préparée dès maintenant.

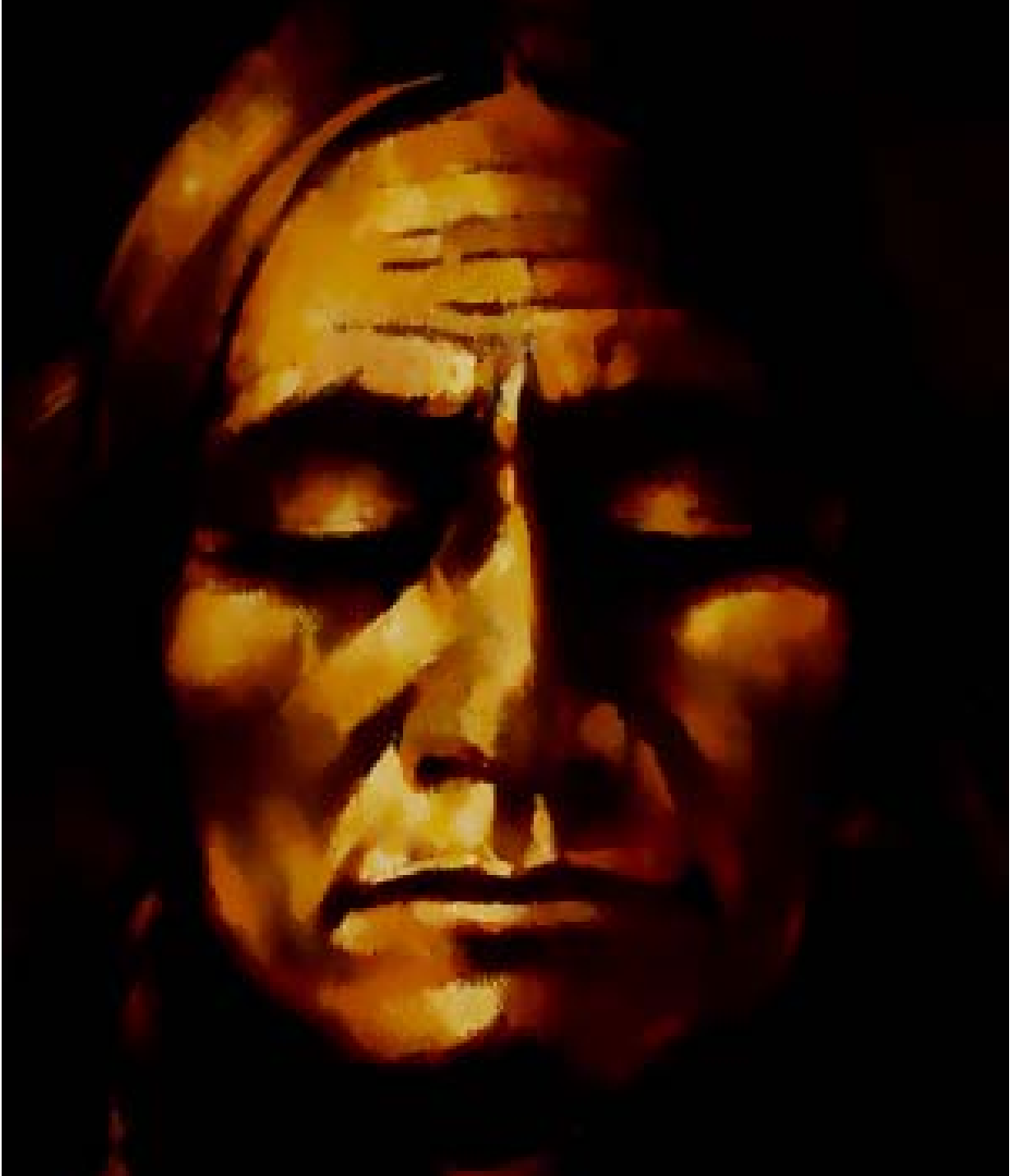
Deux objectifs complémentaires devraient être fixés : recueillir des informations sur le développement des populations de cerf en nature, et préparer les populations locales et les organismes gestionnaires de l'espace et de développement. Dégâts sylvicoles et agricoles, notamment sur les plantations d'essences fruitières, accidents sur les réseaux routier et ferré, perturbations de certains modes de chasse, les problèmes ne manqueront pas, même s'ils signifieront paradoxalement que l'opération de repeuplement est devenue une réussite. En

l'absence de prédateur naturel, la chasse du cerf à des fins de gestion raisonnée des effectifs, de protection d'espaces sensibles sera un jour une nécessité.

Le suivi de la démographie et de l'expansion spatiale des populations de cerf, la mesure de leur impact sur les écosystèmes fragiles et la mise en place de moyens de protection, nécessiterait de développer des études finalisées dès à présent. Un certain nombre d'action devrait être mise en œuvre.

- **Exploiter l'ensemble des données recueillies** par radiopistage et par observations visuelles depuis le début des opérations de relâcher,
- Développer des études permettant de **mieux connaître le fonctionnement des populations** et leur mode d'utilisation de l'habitat. Le suivi par GPS d'un certain nombre d'animaux équipés lors de leur relâcher, l'étude par coprologie du parasitisme, voire (si les techniques se révèlent fiables) de la diversité génétique,
- Développer des études ayant pour objectif la mise en place de **méthodes fiables de suivi des populations** adaptées à l'habitat du cerf en corse,
- Mettre en place, avec un maillage à l'échelle communale, **un réseau de suivi des populations de cerf** intégrant, chasseurs, écologistes et gestionnaires de l'espace. L'objectif de ce réseau serait (i) de recueillir des informations sur la présence et l'activité des cerfs dans chaque commune où des animaux sont signalés, (ii) de participer à des opérations collectives de recueil d'informations organisées par le PNRC et l'ONCFS par exemple, (iii) d'animer des actions d'information du public sur le cerf, son écologie, et son statut.

## 9. Réflexion



ONLY AFTER THE LAST TREE HAS BEEN CUT DOWN,  
ONLY AFTER THE LAST RIVER HAS BEEN POISONED,  
ONLY AFTER THE LAST FISH HAS BEEN CAUGHT,  
ONLY THEN WILL YOU FIND THAT MONEY CANNOT BE EATEN.



## ***I. 1. Biologie de la conservation et éthique***

### ***I. 1. 1. Les enjeux de la biologie de la conservation***

Telle qu'elle est définie, notamment au titre de son interdisciplinarité, la biologie de la conservation ne concerne pas uniquement des praticiens et des théoriciens, perçus comme les garants d'une bonne gestion écologique. Elle ne doit pas non plus se limiter à une vision grand public de sauvegarde des espèces emblématiques et de la forêt amazonienne poumon de la Terre. Blondel (1995b), met en exergue une pluralité des approches remettant en cause la légitimité et l'universalité d'un anthropocentrisme occidental par rapport à d'autres perspectives. Il est indispensable en amont de toute décision concernant des choix de conservation de se poser les bonnes questions : Par qui, pour qui et pour quoi ? Ce sont des questions d'ordre social et éthique sur lesquelles on doit se pencher très sérieusement (Blondel, 1995b).

L'industrialisation, les technologies modernes et la science laissent croire que les populations humaines deviennent de plus en plus indépendantes des processus naturels. Le développement d'une maîtrise à court terme de la nature est à l'origine d'un sentiment d'indépendance vis-à-vis d'elle. Réalité ou douce illusion ? L'homme, en transformant les espaces naturels, modifie parallèlement les conditions de sa propre existence. Loreau (2005), insiste sur les répercussions aussi importantes qu'inattendues, tels les changements climatiques, générés par l'impact du développement de la population humaine et de son économie, sur l'environnement planétaire.

Cette crise écologique, que certains considèrent comme un prémice d'une nouvelle grande extinction engendrée par l'homme, motive la tenue de diverses conventions et autres ratifications de traités. Pour exemple le sommet de la Terre à Rio en juin 1992, affiche les objectifs fondamentaux centrés sur la conservation de la diversité biologique, son utilisation durable et le partage équitable des avantages qui en découlent. Mais Aubertin (2000), dit de cette convention dont le but premier était de réaffirmer les grands principes du droit de l'environnement, qu'elle n'a fait qu'entériner l'intégration des objectifs écologiques aux enjeux économiques. Cette convention a légalisé le droit de propriétés sur le vivant et a reconnu les brevets qui en découlent. Ce qui devait être un traité de conservation et d'utilisation durable de la biodiversité a cédé le pas à un cadre juridique fixant les modalités d'exploitation des ressources biologiques par le génie génétique (Aubertin, 2000). Les gènes, n'étant plus considérés en relation avec les êtres vivants qui les portent, ont acquis le statut de ressource génétique et sont devenus objets de spéculation pour l'industrie. Ainsi cette convention n'a fait que réglementer un peu plus le pillage organisé (ou biopiraterie) des ressources biologiques des pays du Sud par les firmes multinationales des pays du Nord.

Aubertin (2000), parle « d'une issue prévisible » et inévitable résultant de la valorisation économique de cette conservation de la biodiversité, initiée d'ailleurs par les scientifiques et les ONG soucieux de la faire valoir aux yeux des décideurs et de l'opinion publique. Wilson (1992), avait écrit en 1992, « la biodiversité est l'une des plus grandes richesses de la planète, et pourtant la moins reconnue comme telle ». Vivien (2000), dénonce également la primauté

des règles de partage et d'appropriation de la biodiversité et de ses « richesses » de l'article 1 de cette convention de Rio, posant la question de ce qu'il y aurait véritablement à se partager. Deux conceptions s'opposent sur la question : au nom de quoi reconnaît-on de la valeur à la diversité biologique (Worster, 1977) ? L'évaluation économique de la biodiversité a fait couler de l'encre, économistes et philosophes s'affrontent. Randall (1988), se base sur un rapport très particulier de l'homme à la nature qui est anthropocentriste, utilitariste et instrumental tandis que l'approche plus éthique de Krutilla (1968), reconnaît une valeur intrinsèque à la diversité biologique en tant que telle et en écartant toute utilité qu'elle puisse avoir pour nous. Apparaît alors une question cruciale touchant à l'éthique profonde, la place de l'Homme dans la Nature.

### ***I. 1. 2. Le dilemme Homme - Nature***

Lévêque & Monologua (2001) et Vivien (2000), reconnaissent cette conception actuelle de séparation entre la société et la nature (les humains et les non humains) propre à l'Occident moderne, où l'homme se positionne en tant que « maître et possesseur des ressources de la nature, se sentant naturellement investi de la mission d'en assurer la préservation ». Il en est tout autrement pour les sociétés dites non modernes (ou en voie de développement, la plupart des appellations sont par défaut et il est difficile d'en trouver de non péjoratives) qui font partie intégrante de la nature et confèrent aux plantes et aux animaux les attributs de la vie social (Friedberg, 1997; Lévêque & Mounolou, 2001). Ces peuples se conçoivent en tant qu'éléments de la nature parmi d'autres (Descola, 1998) et non comme des apprentis expérimentateurs extérieurs ou des propriétaires, tout responsables qu'ils soient.

Ces perceptions culturelles divergentes sont d'ailleurs pour partie à l'origine de l'incompréhension qu'il peut y avoir parfois entre ces populations et les organismes de protection de la nature. Et que dire des projets de sauvegarde qui sont réalisés de par le monde, sans vraiment tenir compte des conditions de vie et des besoins réels de ces mêmes peuples ? Un exemple récent illustre très bien ce problème, il s'agit de la « supercherie » constatée dans le cas de l'extinction d'une des 4 sous-espèces du rhinocéros noir (*Diceros bicornis longipes*) au Cameroun. Des pisteurs camerounais, pour lesquels les fonds versés par l'U.I.C.N. étaient le seul moyen de subsistance, ont fabriqué de fausses traces, afin de continuer à toucher un peu d'argent pour vivre. Alors que cette sous-espèce n'était plus observée depuis 1996, des fonds furent débloqués (en parallèle d'appel aux dons) pour être consacrés à sa sauvegarde. Cette aberration questionne lourdement la façon dont les projets de sauvegarde sont menés dans des régions où les populations humaines sont elles aussi en danger.

Doit-on continuer à délimiter des aires protégées, des zones de non-droit, derniers sanctuaires pour certaines espèces en voie d'extinction, alors qu'elles sont parfois tout simplement une source principale de vie pour les gens qui y habitent ; des communautés dont l'histoire mêle par nécessité de survie connaissances empiriques et croyances afin de préserver des espaces dont elles dépendent inexorablement. Il est à ce titre intéressant de relever dans de nombreuses communautés l'absence de distanciation entre ses membres et le monde naturel dans lequel ils prélèvent pour subsister (Descola, 2005). Pourquoi ne pas se préoccuper également de la « Conservation » des peuples et de leur mode de vie puisque l'on emploie à tout va l'expression de « patrimoine culturel » dont certains de nos grands monuments font

partie ? Les Bushmen du Kalahari, peuple de chasseurs cueilleurs, sont depuis plusieurs années expulsés de leurs terres et parqués dans des « camps de relocalisation » sous l'autorité du gouvernement du Botswana (Survival). C'est sous l'alibi d'une mise en réserve en protection intégrale et d'un « développement » (au sens occidental du terme) de ce peuple, que ce gouvernement exploite en collaboration avec une entreprise d'exploitation minière, les gisements de diamants découverts en ces mêmes lieux. Le « Lancet », un journal médical dénonce les dégâts désastreux sur la santé de ce peuple, provoqués par les bouleversements culturels et la déstructuration des liens communautaires liés la privation du territoire et des ressources (Survival).

Cette crise de la biodiversité, au-delà de constatations écologiques très alarmantes, doit engendrer un questionnement du monde occidental sur son développement économique et sur la place de l'HUMAIN en tant qu'espèce dans la Nature.







## ***10. Bibliographie***



- AARS, J., ANDREASSEN, H. P. & IMS, R. A. (1995). Root voles : Litter sex ratio variation in fragmented habitat. *Journal of Animal Ecology* **64**, 459-472.
- ABELE, L. G. & CONNOR, E. F. (1979). Application of island biogeography to refuge design : Making the right decision for the wrong reasons. In *Proceedings of the First Conference on Scientific Research in the National Parks* (ed. R. M. Linn), pp. 89-94. National Park Service Transactions and Proceedings, U.S. Dept. of Interior.
- ABERLE, K. S., HAMANN, H., DRÖGEMÜLLER, C. & DISTL, O. (2004). Genetic diversity in German draught horse breeds compared with a group of primitive, riding and wild horses by means of microsatellite DNA markers. *Animal Genetics* **35**, 270-277.
- ADRET-HAUSBERGER, M. (1984). Variations dialectales et «barrières naturelles» chez l'étourneau sansonnnet (*Sturnus vulgaris*) *Biology of Behaviour* **9**, 213-225.
- ADRET-HAUSBERGER, M. & JENKINS, P. F. (1988). Complex organization of the warbling song in the European starling *Sturnus vulgaris*. *Behaviour* **107**, 138-156.
- AHLÉN, I. (1965). Studies on the red deer, *Cervus elaphus L.*, in Scandinavia. *Ecological Applications, Swedish Wildlife Research* **3**, 177-376.
- AJMONE-MARSAN, P., MILANESI, E. & NEGRINI, R. (2004). Traçabilité de race par les moyens moléculaires  
In *7th "Bruna 2004" World Swiss Brown Cow Breed*, pp. 101-105. Fieragricola, Verona, Italie.
- ALBON, S. D., STIEN, A., IRVINE, R. J., LANGVATN, R., ROPSTAD, E. & HALVORSEN, O. (2002). The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **269**, 1625-1632.
- ALTMANN, J. (1974). Observational study of behavior : Sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-267.
- ANDERSON, R. C. (1978). Keys to genera of the superfamily Metastrongyloidea. In *C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates* (ed. A. G. C. S. W. R.C. Anderson), pp. 1-40. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks, England.
- ANTHONY, L. L. & BLUMSTEIN, D. T. (2000). Integrating behaviour into wildlife conservation : The multiple ways that behaviour can reduce Ne. *Biological Conservation* **95**, 303-315.
- APPLEBY, M. C. (1980a). Social dominance : Fonctionnal aspects in red deer stags, University of Cambridge.
- APPLEBY, M. C. (1980b). Social rank and food access in red deer stags. *Behaviour* **74**, 294-309.
- APPLEBY, M. C. (1982). The consequences and causes of high social rank in red deer stags. *Behaviour* **80**, 259-273.
- APPLEBY, M. C. (1983). The Probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour* **31**, 600-608.

- ARROYO, R. (1988). Etude bibliographique de la pathologie du Mouflon (*Ovis ammon musimon*) et proposition d'un protocole de surveillance sanitaire de la population de Mouflons du Caroux-Espinousse (Hérault) applicable à celle des Bauges (Savoie), Ecole Nationale Vétérinaire.
- ATKINSON, I. E. A. (1985). The spread of commensal species of *Rattus rattus* in Oceanic Islands and their effects on islands avifauna. In *Conservation of islands birds: case studies for the management of threatened slands species*, vol. 3 (ed. P. J. Moors), pp. 35-81. ICBT.
- AUBERTIN, C. (2000). L'ascension fulgurante d'un concept flou. *La Recherche* **333**, 84-87.
- AZZAROLI, A. (1961). Il nanismo nei Cervi insulari. *Paleontographia Italica* **56**, 1-32.
- BALLOU, J. (1994). Population Biology. In *Przewalski's horse : The History and Biology of an Endangered Species* (ed. L. H. Boyd, D. A.), pp. 93-114. State University of New York Press, Albany.
- BALLOU, J. D. (1997). Ancestral inbreeding only minimally affects inbreeding depression in mammalian populations. *Journal of Heredity* **88**, 169-178.
- BALLOU, J. D. & FOOSE, T. J. (1996). Demographic and genetic management of captive populations. In *Wild Mammals in Captivity* (ed. D. G. Kleiman, Allen, M., Thompson, K. & Lumpkin S.), pp. 263-283. University of Chicago Press, Chicago.
- BALLOUX, F., AMOS, W. & COULSON, T. (2004). Does heterozygosity estimate inbreeding in real populations ? *Molecular Ecology* **13**, 3021-3031.
- BALLOUX, F., BRÜNNER, H., LUGON-MOULIN, N., HAUSSER, J. & GOUDET, J. (2000). Microsatellites can be misleading : An empirical and simulation study. *Evolution* **54**, 1414-1422.
- BAPTISTA, L. F. & GAUNT, S. L. (1997). Bioacoustics as a tool in conservation studies. In *Behavioral Approach to Conservation in the Wild* (ed. J. R. Clemmons, & Buchholz, R.), pp. 212-242. Cambridge University Press, Cambridge.
- BARBAULT, R. (1995). Le concept d'espèce-clé de voûte en écologie de la restauration : Clé... ou Impasse ? *Nature Sciences Sociétés* **Hors série**, 19-28.
- BARBAULT, R. (1997). *Biodiversité - Introduction à la biologie de la conservation*. Hachette Livre, Paris.
- BARBAULT, R. (2000). Recherche fondamentale et pratiques de conservation : Un dialogue indispensable. In *Devenir des populations animales et végétales introduites ou réintroduites : Déclin ou prolifération ?*, vol. Supplément 7 (ed. V. Barre, Bigan, M. & Giral, J. (2000)), pp. 11-17. Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie).
- BARDAT, J. (1994). L'espèce : Histoire d'une notion fondamentale. *Le Courrier de l'environnement* **21**.
- BARETTE, C. (1991). The size of axis deer fluid groups in Wilpattu national park, Sri Lanka. *Mammalia* **55**, 207-220.

- BARROWCLOUGH, G. F., GUTIERREZ, R. J. & GROTH, J. G. (1999). Genetic structure of Spotted Owl populations based on mitochondrial DNA sequences. *Evolution* **53**, 919-931.
- BARTON, N. & WHITLOCK, M. (1997). The evolution of metapopulations. In *Metapopulation biology : Ecology, genetics and evolution* (ed. H. I. G. M.), pp. 183-210. Academic Press, San Diego.
- BECCU, E. (1993). Consistenza e prospettive di salvaguardia della popolazione di *Cervus elaphus corsicanus* presente in Sardegna. *Ricerche di Biologia della Selvaggina* **XXI**, 277-287.
- BECK, B. B., RAPAPORT, L. G., STANLEY-PRICE, M. & WILSON, A. C. (1994). Reintroduction of captive-born animals. In *Creative Conservation : Interactive Management of Wild and Captive Animals* (ed. P. J. S. Olney, Mace, G. M. & Feister, A. T. C.), pp. 265–286. Chapman & Hall, London.
- BELKIR, K., BORSA, P., GOUDET, J., CHIKHI, L. & BONHOMME, F. (2000). GENETIX. Laboratoire Génome, Populations, Interactions : CNRS UMR. 5000, Université de Montpellier II, Montpellier, France.
- BENGIS, R. G., KOCK, R. A. & FISCHER, J. (2002). Infectious animal diseases : The wildlife / livestock interface. *Revue Scientifique et Technique de l'Office International des Epizooties* **21**, 53-65.
- BERGER, J. & STEVENS, E. F. (1996). Mammalian social organisation and mating systems. In *Wild Mammals in Captivity* (ed. D. G. Kleiman, Allen, M., Thompson, K. & Lumpkin, S), pp. 344-351. University of Chicago Press, Chicago.
- BERNATCHEZ, L. & DUCHESNE, P. (2000). Individual-based genotype analysis in studies of parentage and population assignment: how many loci, how many alleles ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**, 1-12.
- BERTRAM, B. C. R. (1978). Living in groups : predators and prey. In *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach* (ed. J. R. D. Krebs, N. B.), pp. 64-96. Blackwell Scientific, Oxford, United Kingdom.
- BLONDEL, J. (1979). *Biogéographie et Ecologie*, Paris, France.
- BLONDEL, J. (1986). *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.
- BLONDEL, J. (1987). From biogeography to life history theory : A multithematic approach. *Journal of Biogeography* **14**, 405-422.
- BLONDEL, J. (1995a). *Biogéographie - Approche écologique et évolutive*, Paris.
- BLONDEL, J. (1995b). *Du théorique au concret : La Biologie de la Conservation*.
- BLOUIN, M. S., YOWELL, C. A., COURTNEY, C. H. & DAME, J. B. (1995). Host Movement and the Genetic Structure of Populations of Parasitic Nematodes. *Genetics* **141**, 1007-1014.

- BLUMSTEIN, D. T., FERNANDEZ-JURICIC, E., ZOLLNER, P. A. & GARITY, S. C. (2005). Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* **42** 943-953.
- BOE, K. E. & FAEREVERIK, G. (2003). Grouping and social preferences in calves, heifers and cows. *Applied Animal Behaviour Science* **80**, 175-190.
- BOERSMA, P. & WEENINK, D. (1992). Praat : Doing Phonetics by Computer (ed. U. o. Amsterdam).
- BOESCH, C. (1996). Three approaches for assessing chimpanzee culture. In *Reading into Thought* (ed. A. Russon, Bard, K. & Parker, S. ). Cambridge University Press, Cambridge.
- BON, R. (1992). Social and spatial segregation of males and females in polygamous ungulates : proximate factors. In *Ongulés / Ungulates* (ed. J. G. Spitz F., Gonzalez G. & Aulagnier S.), pp. 195-198. SFPEM - IRGM, Paris.
- BON, R., DENEUBOURG, J. L., J.-F., G. & P., M. (2005). Sexual segregation in ungulates : from individual mechanisms to collective patterns. In *Sexual Segregation in Vertebrates* (ed. R. K. N. P.), pp. 180-199. Cambridge University Press, Cambridge
- BONENFANT, C. (2004). Rôle des contraintes évolutives dépendantes du sexe en biologie des populations : l'exemple du Cerf élaphe (*Cervus elaphus L.*), Université Claude Bernard - Lyon I.
- BONENFANT, C., GAILLARD, J. M., KLEIN, F. & LOISON, A. (2002). Sexe- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer (*Cervus elaphus*) in a temperate forest. *Ecography* **25**, 446-458.
- BONNET, G. & KLEIN, F. (1991). *Le Cerf*, Hatier edition. Hatier.
- BOUCHE, M. (1990). Ecologie opérationnelle assistée par ordinateur. *Masson*, 572.
- BOUISSOU, M. F. (1985). Contribution à l'étude des relations interindividuelles chez les bovins domestiques femelles (*Bos taurus L.*), Université Paris VI.
- BOUISSOU, M. F. & HÖVELS, J. (1976). Effet d'un contact précoce sur quelques aspects du comportement social des bovins domestiques. *Biology of Behaviour* **1**, 17-36.
- BOURDEAU, R., CHERMETTE, J. & BUSSERIAS, J. (1983). Les prélèvements en parasitologie vétérinaire. *Recueil de Médecine Vétérinaire* **159**, 897-907.
- BOUSSES, P., BARBANSON, B. & CHAPUIS, J. L. (1991). The Corsican Mouflon (*Ovis ammon musimon*) on Kerguelen archipelago : structure and dynamics of the population. In *Ongulés / Ungulates 91* (ed. J. G. Spitz F., Gonzalez G. & Aulagnier S.), pp. 317-320. S.F.E.P.M. - I.R.G.M., Paris.
- BOUTIER, C. & KIDJO, N. (2002). Etude détaillée de la végétation des enclos à cerfs (Quenza, Casabianda et Ania), pp. 97. Université Pascal Paoli - Parc Naturel Régional de Corse - Institut de Recherche sur les Grands Mammifères / INRA, Corte.

- BOYCE, W. M., RAMEY, R. R., RODWELL, T. C., RUBIN, E. S. & SINGER, R. S. (1999). Population subdivision among desert bighorn sheep (*Oviscanadensis*) ewes revealed by mitochondrial DNA analysis. *Molecular Ecology* **8**, 99-106.
- BRELURUT, A., PINGARD, A. & THERIEZ, M. (1990). *Le Cerf et son élevage : Techniques et pratiques*, Paris.
- BRUFORD, M. W. & WAYNE, R. K. (1993). Microsatellites and their application to population genetic studies. *Current Opinion in Genetics & Development* **3**, 939-943.
- BRUSSARD, P. F. (1985). The current Status of conservation biology. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* **66**, 9-11.
- BRYANT, E. H., BACKUS, V. L., CLARK, M. E. & REED, D. H. (1999). Experimental tests of captive breeding for endangered species. *Conservation Biology* **13**, 1487-1496.
- BUFFON, M. & DAUBENTON, M. (1756). *Le chat; les animaux sauvages; le cerf; le daim; le chevreuil; le lièvre; le lapin - Description de ces animaux et des parties du Cabinet qui s'y rapportent*. Imprimerie Royale, Paris.
- BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. (2002). *Model selection and multi-model interference: a practical information-theoretic approach*, New York.
- BURT, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* **24**, 346-352.
- BUSH, M., BECK, B. B. & MONTALI, R. J. (1993). Medical considerations of reintroduction. In *Zoo and wild animal medicine : Current therapy* (ed. M. E. Fowler), pp. 24-26. W. B. Saunders, Philadelphia.
- BUSSIERAS, J. & CHERMETTE, R. (1988). *Abrégé de parasitologie vétérinaire. Fascicule III : Helminthologie.*, Paris.
- BUSSIERAS, J. & CHERMETTE, R. (1992). *Abrégé de parasitologie vétérinaire. Fascicule II : Protozoologie*, Maisons-Alfort.
- BÜTZLER, W. (1974). Aggressive and reproductive behaviour, social rank hierarchy and activity rhythms in the red deer (*Cervus elaphus L.*) in German. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **16**, 1-80.
- CALOI, L., KOTSAKIS, T. & PALOMBO, M. R. (1988). La fauna a vertebrati terrestri del pleistocène delle isole del Mediterraneo. *Bulletin d'Ecologie* **19**, 131-151.
- CALOI, L. & MALATESTA, A. (1974). Il cervo pleistocenico di Sardegna. *Studi di Palethnologia, Paleoantropologia, Paleoontologia e Geologia del Quaternario* **2**, 163-260.
- CAMPBELL, S. (1980). Is reintroduction a realistic goal ? In *Conservation Biology* (ed. M. E. W. Soulé, B. A.), pp. 263-269. Sinauer Associates, Sunderland, M.A.
- CAMPOS, Z. (1993). Effect of habitat on survival of eggs and sex ratio of hatchlings of Caiman crocodilus yacare in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology* **27**, 127-132.

- CAP, H. (2006). Comportement et systématique : le cas des cervidae (Ruminantia, Pecora), Université Paul Sabatier.
- CARO, T. M. & LAURENSEN, M. K. (1994). Ecological and genetic factors in conservation : A cautionary tale. *Science* **263**, 485-491.
- CARRANZA, J. (1995). Female attraction by males versus sites in territorial rutting red deer. *Animal Behaviour* **50**, 445-453.
- CARRANZA, J., ALVAREZ, F. & REDONDO, T. (1990). Territoriality as a mating strategy in red deer. *Animal Behaviour* **40**, 79-88.
- CARRANZA, J. & DE REYNAL, A. (1987). Spatial organization of female groups in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Behavioural Processes* **14**, 125-135.
- CARRANZA, J., GARCIA-MUNOZ, A. J. & VARGAS, J. D. (1995). Experimental shifting from harem defence to territoriality in rutting red deer. *Animal Behaviour* **49**, 551-554.
- CASANOVA, J. B. (1995). Améliorations pastorales et prévention des incendies dans le parc de Corse. *Les Dossiers de l'Environnement* **11**, 29-35.
- CAUGHLEY, G. (1994). Directions in Conservation Biology. *Journal of Applied Ecology* **3**, 215-244.
- CAUGHLEY, G. & GUNN, A. (1996). *Conservation Biology in Theory and Practice*. Blackwell, Cambridge.
- CETTI, F. (1774). I quadrupedi di Sardegna (ed. G. Piatolli), Sassari, Italy.
- CHAPUIS, J. L., BOUSSES, P. & BARNAUD, G. (1991). Les mammifères introduits dans les îles subantarctiques : Impact et gestion des populations. In *XIVe Colloque francophone de Mammalogie de la SFPEM*, pp. 247-274, Nature-Centre, Saint-Jean-de-Braye.
- CHARTRON, J. C. (1968). Reprise des cerfs de Corse. *Unpublished Report n°5012*.
- CHESSON, P. L. (1978). Predator-prey theory and variability. *Annual Review of Ecology and Systematics* **9**, 323-347.
- CHRISTENSEN, J. W., ZHARKIKH, T., LADEWIG, J. & YASINETSKAYA, N. (2002). Social behaviour in stallion groups (*Equus przewalskii* and *Equus caballus*) kept under natural and domestic conditions. *Applied Animal Behaviour Science* **76**, 11-20.
- CIBIEN, C., BIDEAU, E., BOISAUBERT, B. & MAUBLANC, M. L. (1989). Influence of habitat characteristics on winter social organisation in field roe deer. *Acta Theriologica* **34**, 219-226.
- CLUTTON-BROCK, C. T., ALBON, S. D., GIBSON, R. M. & GUINNESS, F. E. (1979). The logical stag : Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behaviour* **27**, 211-225.
- CLUTTON-BROCK, T. H. & ALBON, S. D. (1979). The roaring of red deer and the evolution of honest advertising. *Behaviour* **69**, 145-170.
- CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D. & GUINNESS, F. E. (1984). Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature* **308**, 358-360.



- CLUTTON-BROCK, T. H., GREENWOOD, P. J. & POWELL, R. P. (1976). Ranks and relationships in highland ponies and highland cows. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **41**, 202-216.
- CLUTTON-BROCK, T. H., GUINNESS, F. E. & ALBON, S. D. (1982). *Red deer : Behavior and Ecology of Two Sexes*, Chicago.
- COCHRAN, G. W. (1977). *Sampling Techniques*, New York.
- COLE, B. P. (1989). Recovery planning for endangered and threatened species. In *Conservation biology and the black-footed ferret* (ed. E. T. Thorne, Bogan, M. A. & Anderson, S. H.), pp. 201-209. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- COLTMAN, D. W., PILKINGTON, J. G., SMITH, J. A. & PEMBERTON, J. M. (1999). Parasite-Mediated Selection against Inbred Soay Sheep in a Free-Living, Island Population. *Evolution* **53**, 1259-1267.
- COMASCHIA, C. (1955). Resti di cervidi nel Quaternario di Portovesme (Sardegna Sud-Occidentale). *Rivista italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **61**, 17-26.
- CONCHON, O. (1976). The human settlement of Corsica : Palaeogeographic and tectonic considerations. *Journal of human Evolution* **5**, 241-248.
- CONRADT, L., CLUTTON-BROCK, T. H. & THOMSON, D. (1999). Habitat segregation in ungulates: are males forced into suboptimal foraging habitats through indirect competition by females ? *Oecologia* **119**, 367-377.
- CONWAY, W. G. (1980). An overview of captive propagation. In *Conservation Biology* (ed. M. E. W. Soulé, B. A.), pp. 199-208. Sinauer Associates, Sunderland, M.A.
- CONWAY, W. G. (1986). The practical difficulties and financial implications of endangered species breeding programmes. *International Zoo Yearbook* **24/25**, 210-219.
- COPPEDGE, B. R., CARTER, T. S., SHAW, J. H. & HAMILTON, R. G. (1997). Agonistic behaviour associated with orphan bison (*Bison bison L.*) calves released into a mixed resident population. *Applied Animal Behaviour Science* **55**, 1-10.
- CORDY, J. M. & OZER, A. (1972). Découverte d'un crâne de Cervidé mégacérin (*Nesoleipoceros cazioti*) dans le Quaternaire de la Sardaigne septentrionale. *Annales de la Société Géologique de Belgique* **95**, 425-449.
- CORNUET, J. M., PIRY, S., LUIKART, G., ESTOUP, A. & SOLIGNAC, M. (1999). New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics* **153**, 1989-2000.
- CÔTÉ, S. D., DALLAS, J. F., MARSHALL, F., IRVINE, J., LANGVATN, R. & ALBON, S. D. (2002). Microsatellite DNA evidence for genetic drift and philopatry in Svalbard reindeer. *Molecular Ecology* **11**, 1923-1930.
- COURCHAMP, F., CLUTTON-BROCK, T. H. & GRENFELL, B. T. (1999). Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 405-410.
- COURCHAMP, F., GRENFELL, B. T. & CLUTTON-BROCK, T. H. (2000). Multipack dynamics and the Allee effect in African wild dogs *Lycaon pictus*. *Animal Conservation* **3**, 277-286.

- COURTENAY, D. A. O. & BEARDER, S. K. (1989). The taxonomic status of bushbabies in Malawi with emphasis on the significance of vocalisations. *International Journal of Primatology* **10**, 17-24.
- COWX, I. G. (1997). Introduction of fish species into European fresh waters : Economic successes or ecological disasters ? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **344-345**, 57-77.
- CRANSAC, N., GERARD, J. F., MAUBLANC, M. L. & PEPIN, D. (1998). An example of segregation between age and sex classes only weakly related to habitat use in mouflon sheep (*Ovis gmelini*). *Journal of Zoology* **244**, 371-378.
- CREWS, D., BERGERON, J. M., BULL, J. J., FLORES, D., TOUSIGNANT, A., SKIPPER, J. K. & WIBBELS, T. (1994). Temperature-dependent sex determination in reptiles : Proximate mechanisms, ultimate outcomes, and practical applications. *Developmental Genetics* **15**, 297-312.
- CROSS, P. C., LLOYD-SMITH, J. O., BOWERS, J. A., HAY, C. T., HOFMEYR, M. & GETZ, W. M. (2004). Integrating association data and disease dynamics in a social ungulate : bovine tuberculosis in African buffalo in the Kruger National Park. *Annales Zoologici Fennici* **41**, 879-892.
- DAJOZ, R. (1970). *Précis d'écologie*. Dunod, Paris.
- DANIELLE, A. & MURRAY, N. D. (1986). Effects of inbreeding in the Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*) (Aves : Psittacidae). *Zoo Biology* **5**, 233-238.
- DASZAK, P., CUNNINGHAM, A. A. & HYATT, A. D. (2000). Emerging infectious diseases of wildlife : threats to biodiversity and human health. *Science* **287**, 443-449.
- DAVIES, N. B. (1991). Mating systems. In *Behavioural Ecology* (ed. J. R. D. Krebs, N. B.), pp. 263-294. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- DEGOS, G. (1958). Enquête sur le Cerf de Corse. In N°3 967/RE (ed. U. Report). Direction Générale des Eaux et Forêts, Ajaccio, France.
- DEGOS, G. (1968). Rapport sur les opérations de reprise de Cerf de Corse (ed. U. Report). Direction Départementale de l'Agriculture, Ajaccio, France.
- DEHN, M. M. (1990). Vigilance for predators : detection and dilution effects. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **26**, 337-342.
- DELTHOMPSON, V. (2005). Behavioral response of 12 ungulate species in captivity to the presence of humans. *Zoo Biology* **8**, 275-297.
- DEMEAUTIS, G. (1984). *Cervus elaphus corsicanus* : Rapport de mission. In *Synthèse bibliographique et projet d'étude*, vol. 4 tomes. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio.
- DEPERET, C. (1897). Etude de quelques gisements nouveaux de Vertébrés pléistocènes de l'île de Corse. *Annales de la Société Linnéenne de Lyon* **N.S. 44**, 111-128.
- DERENNE, P. (1976). Note sur la biologie du chat haret de Kerguelen. *Mammalia* **40**, 531-595.

- DERRICKSON, S. R. & SNYDER, N. F. R. (1992). Potentials and limits of captive breeding in parrot conservation. In *New World parrots in crisis : Solutions from conservation biology* (ed. S. R. S. Beissinger, N. F. R.), pp. 133-163. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- DESCOLA, P. (1998). Humains et non-humains chez les Amérindiens. *Pratiques* **4**, 81-85.
- DESCOLA, P. (2005). *Par delà Nature et Culture*, paris.
- DESFORGES, M. F. & WOOD-GUSH, D. G. (1975). A behavioural comparison of domestic and mallard ducks, spatial relationships in small flocks. *Animal Behaviour* **23**, 698-705.
- DEYOUNG, R. W., DEMARAIS, S., HONEYCUTT, R. L., GONZALES, R. A., GEE, K. L. & ANDERSON, J. D. (2003). Evaluation of a DNA microsatellite panel useful for genetic exclusion studies in white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* **31**, 220-232.
- DI CASTRI, F. (1989). History of biological invasions with special emphasis on the old world. In *Biological invasions, a global perspective* (ed. J. A. Drake, Mooney, H. A., Di Castri, F., Groves, R. H., Kruger, F. J., Rejmanek, M. & Williamson, M. ), pp. 1-30. John Wiley & Sons, Chichester, U.K.
- DIAMOND, J. M. (1975). The island dilemma : Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* **7**, 129-146.
- DIAMOND, J. M. & MAY, R. M. (1976). Island biogeography and the design of natural reserves. In *Theoretical ecology : Principles and applications* (ed. R. M. May), pp. 163-186. Blackwell Scientific, Oxford.
- DIERENDONCK, V. M. C., BANDI, N., BATDORJ, D., DIIGERLHAM, S. & MUNKHTSOG, B. (1996). Behavioural observations of reintroduced Takhi or Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*) in Mongolia. *Applied Animal Behaviour Science* **50**, 95-114.
- DILGER, W. C. (1960). Agonistic and social behavior of captive redpolls. *Wilson Bulletin* **72**, 115-132.
- DIVINA, B. P., WILHELMSSON, E., MATTSSON, J. G., WALLER, P. & HÖGLUND, J. (2000). Identification of *Dictyocaulus* spp. in ruminants by morphological and molecular analyses. *Parasitology* **121**, 193-201.
- DIVINA, B. P., WILHELMSSON, E., MORNER, T., MATTSSON, J. G. & HÖGLUND, J. (2002). Molecular identification and prevalence of *Dictyocaulus* spp. (Trichostrongyloidea: Dictyocaulidae) in Swedish semi-domestic and free-living cervids. *Journal of Wildlife Diseases* **38**, 769-775.
- DOBSON, A. P. & MAY, R. M. (1986). Patterns of invasions by pathogens and parasites. In *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii* (ed. H. A. D. Mooney, J. A.), pp. 58-76. Springer, Verlag.
- DREUX, P. (1970). La population de chats de la péninsule Courbet (îles Kerguelen) - Un bel exemple de l'effet fondateur, pp. 52-53, 45-46. TAAF.

- DROZDZ, J. (1966). Studies on helminths and helminthiases in Cervidae II. The helminth fauna in Cervidae in Poland. *Acta Parasitologica Polonica* **14**, 1-13.
- DURDEN, L. A. & KEIRANS, J. E. (1996). Host-parasite coextinction and the plight of tick conservation. *American Entomologist* **42**, 87-91.
- DURETTE-DESSET, M. C., HUGONNET, L. & CHABAUD, A. G. (1988). Redescription de *Dictyocaulus noeneri* Railliet et Henry, 1907, parasite de *Capreolus capreolus* en Europe. Comparaison avec *D. viviparus* (Bloch, 1782), parasite du bétail. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* **63**, 285-295.
- EISENBERG, J. F. (1981). *The mammalian radiations. An analysis of trends in evolution, adaptation and behavior*, Chicago.
- ELLERMAN, J. R. & MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951). *Checklist of Palaearctic and Indian mammals (1758–1946)*. British Museum, London.
- ELLIOT, J. M. & TULLET, P. A. (1984). The status of the medicinal leech *Hirudo medicinalis* in Europe and especially in the British Isles. *Biological Conservation* **29**, 15-26.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. (1977). Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* **197**, 215-223.
- EPE, C., KINGS, M., STOYE, M. & BÖER, M. (2001). The prevalence and transmission to exotic equids (*Equus quagga antiquorum*, *Equus przewalskii*, *equus africanus*) of intestinal nematodes in contaminated pasture in two wild animal parks. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* **32**, 209-216.
- ERXLEBEN, J. C. P. (1777). *Systema Regni Animalis per Classes, Ordines, Genera, Species, Varietates cum Synonymia et Historia Animalium*. Weygand, Leipzig.
- ESCOFIER, B. & PAGÈS, J. (1990). *Analyses factorielles simples et multiples - Objectifs, méthodes et interprétation*, Paris.
- ESPMARK, Y. (1974). Social behaviour of roe deer at winter feeding stations. *Applied Animal Ethologia* **1**, 35-47.
- ESTES, R. D. (1974). Social organization of the African Bovidae. In *The behaviour of ungulates and its relation to management* (ed. G. V. W. W.), pp. 166-205. IUCN Publications New Series, Morges.
- ESTOUP, A. & ANGERS, B. (1998). Microsatellites and minisatellites for molecular ecology : Theoretical and empirical considerations. In *Advances in Molecular Ecology* (ed. G. Carvalho), pp. 55–86. NATO Press, Amsterdam.
- EUZEBY, J. (1964). *Zoonoses helmintiques*, Paris.
- EUZEBY, J. (1981). *Diagnostic expérimental des helminthoses animales. Travaux pratiques d'helminthologie vétérinaire. Tome I : Généralités, diagnostic ante mortem.*, Paris.
- FAERREVIK, G., ANDERSEN, I. L., JENSEN, M. B. & BOE, K. E. (2007). Increased group size reduces conflicts and strengthens the preference for familiar group mates after

- regrouping of weaned dairy calves (*Bos taurus*). *Applied Animal Behaviour Science* **In press**.
- FANT, G. (1960). *Acoustic Theory of Speech Production*. Mouton & Co, The Hague.
- FERACCI, G. (2000). Projet de réintroduction du cerf de Corse. *Courrier de la Nature* **182**, 29-30.
- FERACCI, G., ORSETTI, F., FERERRI, G., VITTORI, G., KIDJO, N., PIETRI, J., TORRE, J., PARODIN, M. H., PIERRINI, P. & GRAZIANI, D. (2004). Programme d'élevage et de relâcher du cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) : Etat d'avancement - Décembre 2004. In *Unpublished Report*. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio.
- FERACCI, G., ORSETTI, F., FERERRI, G., VITTORI, G., TORRE, J. & PIETRI, J. (2000). Programme d'élevage et de relâcher du cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) : Etat d'avancement - Décembre 2000. In *Unpublished Report*. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio.
- FERACCI, G., ORSETTI, F., FERERRI, G., VITTORI, G., TORRE, J. & PIETRI, J. (2002). Programme d'élevage et de relâcher du cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) : Etat d'avancement - Avril 2002. In *Unpublished Report*. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio.
- FERACCI, G., ORSETTI, F., FERERRI, G., VITTORI, G., TORRE, J., PIETRI, J. & KIDJO, N. (2003). Programme d'élevage et de relâcher du cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) : Etat d'avancement - Avril 2003. In *Unpublished Report*. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio.
- FERRON, J. (2003). Un aménagement efficace des habitats fauniques doit reposer sur des fondements éthologiques. In *L'éthologie appliquée aujourd'hui : Gestion des espèces et des habitats*, vol. 2 (ed. C. Baudoin), pp. 21-37, Paris.
- FERRON, J., BAUDOIN, C. & GOUAT, P. (1995). Le domaine vital comme élément intégrateur des stratégies socio-spatiales et des contraintes écologiques (ed. C. d. I. S. Q. p. I. é. b. d. comportement), Université McGill.
- FERRON, J., COUTURE, R. & LEMAY, Y. (1996). Guide d'aménagement des bois privés pour la petite faune, pp. 198. Fondation de la faune du Québec, Sainte-Foy.
- FERTON, C. (1898). Sur l'histoire de Bonifacio à l'époque néolithique. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* **53**, 129-150.
- FERTON, C. (1899). Seconde note sur l'histoire de Bonifacio à l'époque néolithique. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* **54**, 347-367.
- FICETOLA, G. F., PADOA-SCHIOPPA, E., MONTI, A., MASSA, R., BERNARDI, F. D. & BOTTONI, L. (2004). The importance of aquatic and terrestrial habitat for the European pond turtle (*Emys orbicularis*) : Implications for conservation planning and management. *Canadian Journal of Zoology* **82**, 1704-1712.

- FINIDORI, S. (2000). Etude du comportement alimentaire de *Cervus elaphus corsicanus* dans l'enclos de Casabianda d'avril à juin. Université Pascal Paoli - Parc Naturel Régional de Corse, Corte.
- FITCH, W. T. (1997). Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *Journal of the Acoustical Society of America* **102**, 1213-1222.
- FITCH, W. T. & REBY, D. (2001). The descended larynx is not uniquely human. *Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences* **268**, 1669-1675.
- FITZINGER, L. J. (1874). Kritische Untersuchungen über die Arten der natürlichen Familie der Hirsche (*Cervi*). *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* **69**, 575-577.
- FLEMING, I. A. (1994). Captive breeding and the conservation of wild salmon populations. *Conservation Biology* **8**, 886-888.
- FLEROV, C. (1952). Musk deer and deer. In *Mammals* (ed. F. o. U.S.S.R.). IPST, U.S.S.R., Moscow.
- FOATA, J. (2004). Contribution à l'étude écologique et ultrastructurale de la parasitologie du sanglier (*Sus scrofa meridionalis*) en Corse, Pascal Paoli.
- FRANDON, J. & KABIRI, F. (1998). La lutte biologique contre la Pyrale du maïs avec les trichogrammes : Évolution de la technique pour une utilisation à grande échelle. In *Ier Colloque transnational sur les luttes biologiques, intégrées et raisonnées*, Lille.
- FRANKEL, O. H. & SOULÉ, M. E. (1981). *Conservation and evolution*, Cambridge.
- FRANKHAM, R., BALLOU, J. D. & BRISCOE, D. A. (2002). *Introduction to conservation genetics*, Cambridge.
- FRANKLIN, W. L. & LIEB, J. W. (1979). The social organisation of a sedentary population of North American elk : A model for understanding others populations. In *North American elk : Ecology, behavior and management* (ed. L. D. Boyce W. M. & Hayden-Wing), pp. 185-198. Laramie, Univesity of Wyoming.
- FRANKLIN, W. L., MOSSMAN, A. S. & DOLE, M. (1975). Social Organization and Home Range of Roosevelt Elk. *Journal of Mammalogy* **56**, 102-118.
- FRID, A. & DILL, L. M. (2002). Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* **6**, 11.
- FRIEDBERG, C. (1997). Diversité, ordre et unité du vivant dans les savoirs populaires. *Nature Sciences Sociétés* **5**, 5-17.
- FRÖLICH, K., HAMBLIN, C., JUNG, S., OSTROWSKI, S., MWANZIA, J., STREICH, W. J., ANDERSON, J. A., ARMSTRONG, R. M. & ANAJARIYAH, S. (2005). Serologic Surveillance for Selected Viral Agents in Captive and Free-ranging Population of Arabian Oryx (*Oryx leucoryx*) From Saudi Arabia and United Arab Emirates. *Journal of Wildlife Diseases* **41**, 67-79.

- FRONTIER, S. & PICHOD-VIALE, D. (1998). *Ecosystèmes, Structure, Fonctionnement, Evolution*. Dunod.
- GAJADHAR, A. A., TESSARO, S. V. & YATES, W. D. (1994). Diagnosis of *Elaphostrongylus cervi* infection in New Zealand red deer (*Cervus elaphus*) quarantined in Canada, and experimental determination of a new extended prepatent period. *The Canadian Veterinary Journal* **35**, 433-437.
- GALAN, M., COSSON, J. F., AULAGNIER, S., MAILLARD, C., THÉVENON, S. & HEWISON, A. J. M. (2003). Cross-amplification tests of ungulates primers in roe deer (*Capreolus capreolus*) to develop a multiplex panel of 12 microsatellite loci. *Molecular Ecology Notes* **3**, 142-146.
- GALETTI, A. (1863). *Histoire de la Corse contenant divers sujets de géographie et d'histoires naturelles*.
- GARGOMINY, O., BOUCHET, P., PASCAL, M., JAFFRE, T. & TOURNEUR, J. C. (1996). Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **51**, 375-402.
- GAUTHIER, A. & THIBAUT, J. C. (1979). Les Vertébrés terrestres actuels éteints en Corse. *Courrier du Parc de la Corse* **32**, 13-44.
- GEDDES, D. (1985). Mesolithic domestic sheep in West Mediterranean Europe. *Journal of Archaeological Science* **12**, 25-48.
- GEIST, V. (1982). Adaptive behavioral strategies. In *Elk of North America*. (ed. J. W. T. Thomas, D.), pp. 214-277. Stackpole Books, Harrisburg, PA.
- GEIST, V. (1998). *Deer of the World. Their evolution, behaviour, and ecology*, Mechanicsburg, Pennsylvania.
- GEORGE, J. C. & CHASTEL, C. (2004). Les syndromes grippaux estivaux et infections transmises par la tique *Ixodes ricinus*. *Spectra Biologie* **142**, 30 - 37.
- GERARD, J. F., BIDEAU, E., MAUBLANC, M. L., LOISEL, P. & MARCHAL, C. (2002). Herd size in large herbivores : encoded in the individual or emergent ? *The Biological Bulletin* **202**, 275-282.
- GERARD, J. F., LE PENDU, Y., MAUBLANC, M. L., VINCENT, J. P., POULLE, M. L. & CIBIEN, C. (1995). Large group formation in European roe deer : an adaptive feature ? *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **50**, 391-401.
- GERVAIS, P. (1854). *Zoologie et paléontologie française : Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France*, Paris, France.
- GEVREY, J. (1971). Les formes libres des strongles digestifs des Ovins. Morphologie. Culture au laboratoire. Ecologie., Université Claude Bernard.

- GIBBONS, L. M. & HÖGLUND, J. (2002). *Dictyocaulus capreolus* n. sp. (Nematoda: *Trichostrongyloidea*) from roe deer (*Capreolus capreolus*) and moose (*Alces alces*) in Sweden. *Journal of Helminthology* **76**, 119-125.
- GIBSON, R. M. & GUINNESS, F. E. (1980a). Behavioural factors affecting male reproductive success in red deer (*Cervus elaphus*). *Animal Behaviour* **28**, 1163-1174.
- GIBSON, R. M. & GUINNESS, F. E. (1980b). Differential Reproduction Among Red Deer (*Cervus elaphus*) Stags on Rhum. *The Journal of Animal Ecology* **49**, 199-208.
- GILBERT, L. E. (1980). Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In *Conservation Biology : An evolutionary-ecological perspective* (ed. M. E. W. Soulé, B. A.), pp. 11-33. Sinauer, Sunderland, M.A.
- GOMPPER, M. E. & WILLIAMS, E. S. (1998). Parasite conservation and the black-footed ferret recovery program. *Conservation Biology* **12**, 730-732.
- GOODWIN, B. C. (1987). Developing organisms as self-organizing fields. In *Self-organizing systems - The emergence of order* (ed. F. E. Yates). Plenum Press, New York.
- GOSLING, L. M. (1986). The evolution of mating strategies in male antelopes. In *Ecological Aspects of Social Evolution* (ed. R. D. I. W. R. W.), pp. 244-281. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- GOSLING, L. M. (1991). The alternative mating strategies of male topi, *Damaliscus lunatus*. *Applied Animal Behaviour Science* **29**, 107-119.
- GOSS-CUSTARD, J. D., CALDOW, R. G., CLARKE, R. T., DURELL, S. E. A. L. V. D. & SUTHERLAND, W. J. (1995a). Deriving population parameters from individual variations in foraging behaviour - I - Empirical game theory distribution model of oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on mussels *Mytilus edulis*. *Journal of Animal Ecology* **64**, 265-276.
- GOSS-CUSTARD, J. D., CLARKE, R. T., DURELL, S. E. A. L. V. D., CALDOW, R. W. G. & ENS, B. J. (1995b). Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird - I - Estimating model parameters. *Journal of Applied Ecology* **32**, 337-351.
- GOSS-CUSTARD, J. D. & SUTHERLAND, W. J. (1997). Individual behaviour, populations and conservation. In *Behavioural Ecology* (ed. J. R. D. Krebs, N. B. ), pp. 373-395. Blackwells, Oxford.
- GOUDET, J. (1995). FSTAT (Vers.1.2) : A computer to calculate F-statistics, vol. 86 (ed. J. Hered), pp. 485-486, .
- GRALAK, B., KRASINSKA, M., NIEMCZEWSKI, C., KRASINSKI, Z. A. & ZURKOWSKI, M. (2004). Polymorphism of bovine microsatellite DNA sequences in the lowland European bison. *Acta Theriologica* **49**, 449-456.
- GRAY, A. J. (2000). Une génétique bien gênante. *La Recherche* **333**, 102-105.



- GRENIER, D. & BARRETTE, C. (1999). Food access by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) at winter feeding sites in eastern Québec. *Applied Animal Behaviour Science* **63**, 323-337.
- GROOMBRIDGE, B. (1992). *Global Biodiversity - Status of the earth's living resources*. Chapman & Hall, London.
- GRUNER, L., BOUIX, J., CABARET, J., BOULARD, C., CORTET, J., MOLÉNAT, G. & CALAMEL, M. (1992). Effect of genetic type, lactation and management on helminth infection of ewes in an intensive grazing system and irrigated pasture. *International Journal for Parasitology* **22**, 919-925.
- GRUNER, L. & BOULARD, C. (1982). *Climat et prévention du parasitisme animal. Action du climat sur l'animal au pâturage.*, Theix : Ed. INRA.
- GUEGUEN, E. (1995). Le bassin liguro-provençal : Un véritable océan.
- GUERINI, J. (2003). Etude sanitaire sur le cerf de Corse, pp. 12. Ecole Vétérinaire de Toulouse, Toulouse.
- GUILHEM, C. (2000). Sociogénèse et organisation sociale chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini*) : Une approche structuraliste, Université Paul Sabatier - Institut de recherche sur les Grands Mammifères (INRA).
- GULLAND, F. M. D. (1991). The role of parasites in the population dynamics of Soay sheep on St-Kilda, University of Cambridge.
- GÜNER, E. S., WATANABE, M., HASHIMOTO, N., KADOSAKA, T., KAWAMURA, Y., EZAKI, T., KAWABATA, H., IMAI, Y., KANEDA, K. & MASUZAWA, T. (2004). *Borrelia turcica* sp. nov., isolated from the hard tick *Hyalomma aegyptium* in Turkey. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* **54**, 1649-1652.
- HAIGH, J. C., MACKINTOSH, C. & GRIFFIN, F. (2002). Viral, parasitic and prion diseases of farmed deer and bison. *Revue Scientifique et Technique de l'Office International des Epizooties* **21**, 219-248.
- HAILA, Y. & KOUKI, J. (1994). The phenomenon of biodiversity in conservation biology. *Annales Zoologici Fennici* **31**, 5-18.
- HAJI, G. M., ZACHOS, F. E., CHARFI-CHEIKROUHA, F. & HARTL, G. B. (2007). Conservation genetics of the imperilled Barbary red deer in Tunisia. *Animal Conservation* **10**, 229-235.
- HALL, M. J. (1978). Mother-offspring relationships in red deer (*Cervus elaphus* L.) and the social organization of an enclosed group.
- HALL, M. J. (1983). Social organization in an enclosed group of red deer *Cervus elaphus* L. on Rhum. I. The dominance hierarchy of females and their offspring. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **61**, 250-262.
- HARCOURT, C. S. & BEARDER, S. K. (1989). A comparison of *Galago moholi* in South Africa with *Galago zanzibaricus* in Kenya. *International Journal of Primatology* **10**, 35-45.

- HARTL, G. B., NADLINGER, K., APOLLONIO, M., MARKOV, G., KLEIN, F., LANG, G., FINDO, S. & MARKOWSKI, J. (1995). Extensive mitochondrial-DNA differentiation among European Red deer (*Cervus elaphus*) populations : implications for conservation and management. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **60**, 41-52.
- HARTSHORN, G. S. (1978). Tree falls and tropical forest dynamics,. In *Tropical Trees as Living Systems* (ed. P. B. Z. Tomlinson, M. H.), pp. 617-638. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- HAWLITZKY, N. (1992). La lutte biologique à l'aide de Trichogrammes. *Le Courrier de la Cellule Environnement* **16**, 9-26.
- HEDIGER, H. (1968). *The Psychology and behaviour of animals in Zoos and Circuses*, New York.
- HEDRICK, P. W. (2001). Conservation genetics : Where are we now ? *Trends in Ecology & Evolution* **16**, 629-636.
- HEDRICK, P. W. & KALINOWSKI, S. T. (2000). Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**, 139-162.
- HENRICH, N., D'ALESSANDRO, C., CASTELLENGO, M. & DOVAL, B. (2005). Glottal open quotient in singing: Measurements and correlation with laryngeal mechanisms, vocal intensity, and fundamental frequency. *The Journal of Acoustical Society of America* **117** 1417-1430.
- HERZOG, S. (2000). Sense and Nonsense of genetic Studies on endangered Species. *Cahiers d'Ethologie* **20**, 403-410.
- HINDE, R. A. & FISHER, J. (1951). Further observations on the opening of milk bottles by birds. *British Birds* **54**, 393-396.
- HINSHAW, K. C., AMAND, W. B. & TINKELMAN, C. L. (1998). Preventive Medicine. In *Wild Mammals in Captivity* (ed. D. G. Kleiman, Allen, M. E., Thompson, K. V. & Lumpkin S.), pp. 16-24. Holly Harris, Chicago.
- HIRTH, D. H. (1977). Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildlife Monographs* **53**, 1-55.
- HMWE, S. S., ZACHOS, F., ECKERT, I., LORENZINI, R., FICO, R. & HARTL, G. B. (2006). Conservation genetics of the endangered red deer from Sardinia and Mesola with further remarks on the phylogeography of *Cervus elaphus corsicanus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **88**, 691-701.
- HODDLE, M. S. (2004). Restoring balance : Using exotic species to control Invasives exotic species. *Conservation Biology* **18**, 38-49.
- HOGAN, E. S., HOUP, K. A. & SWEENEY, K. (1988). The effect of enclosure size on social interactions and daily activity patterns of the captive asiatic wild horse (*Equus przewalskii*). *Applied Animal Behaviour Science* **21**, 147-168.

- HOLAND, O., GJØSTEIN, H., LOSVAR, A., KUMPULA, J., SMITH, M. E., RØED, K. H., NIEMINEN, M. & WELADJI, R. B. (2004). Social rank in female reindeer (*Rangifer tarandus*) : effects of body mass, antler size and age. *Journal of Zoology* **263**, 365-372.
- HOLMES, B. (1993). Evolution's neglected superstars. *New Scientist* **140**, 30–33
- HOSKIN, S. O., WILSON, P. R., BARRY, T. N., CHARLESTON, W. A. & WAGHORN, G. C. (2000). Effect of forage legumes containing condensed tannins on lungworm (*Dictyocaulus sp.*) and gastrointestinal parasitism in young red deer (*Cervus elaphus*). *Research in Veterinary Science* **68**, 223-230.
- HUDSON, P. J., RIZZOLI, A. & BRYAN, G. (2002). *The Ecology of Wildlife Diseases*. University Press, Oxford.
- HUGONNET, L., GEVREY, J. & EUZEBY, J. (1980). Présence en France, chez le chevreuil, *Capreolus capreolus* (L.) de *Dictyocaulus eckerti* Skrjabin, 1931. *Bulletin de L'Académie Vétérinaire de France* **53**, 99-105.
- HUMLEA, T. & MATSUZAWAB, T. (2001). Behavioural Diversity among the Wild Chimpanzee Populations of Bossou and Neighbouring Areas, Guinea and Côte d'Ivoire, West Africa : A Preliminary Report. *Folia Primatologica* **72**, 57-68.
- HURNIK, J. F., KING, G. J. & ROBERTSON, H. A. (1975). Estrous and related behaviour in postpartum Holstein cows. *Applied Animal Ethologia* **2**, 55-68.
- HUTCHINSON, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**, 415-427.
- HUTCHINSON, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals ? *American Naturalist* **93**, 145-159.
- JACOBSON, E. R. (1993). Implications of infectious diseases for captive propagation and introduction programs of threatened and endangered species. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* **24**, 245-255.
- JACQUIET, P. (1997). Les strongles digestifs des ruminants. *Point Vétérinaire* **28**, 20-22.
- JAEDRZEJEWSKI, W., SPAEDTKE, H., KAMLER, J. F., JAEDRZEJEWSKA, B. & STENKEWITZ, U. (2006). Group Size Dynamics of Red Deer in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Wildlife Management* **70**, 1054-1059.
- JANSEN, J. & BORGSTEEDE, F. H. M. (1990). *Dictyocaulus* species, lungworms in cattle and deer in The Netherlands. *Tijdschrift Diergeeskunde* **115**.
- JARMAN, P. J. (1974). The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* **48**, 215-267.
- JARMAN, P. J. (1983). Mating system and sexual dimorphism in large terrestrial mammalian herbivores. *Biological Reviews* **58**, 485-520.
- JÄRVINEN, O. (1979). Geographical gradients of stability in European land bird communities. *Oecologia* **38**, 51-69.

- JÄRVINEN, O. & HAILA, Y. (1983). Assembly of land bird communities on northern islands : A quantitative analysis of insular impoverishment. In *Ecological Communities : Conceptual Issues and the Evidence* (ed. D. R. Strong, Simberloff, D., Abele, L. G., & Thistle A. B.). Princeton University Press, Princeton, N.J., U.S.A.
- JENKINS, D. (1967). Red Deer in Sardinia - Report to the Italian World Wildlife Fund (ed. U. Report).
- JENKINS, D. (1968). Il Cervo sardo Associazione Italiana per il World Wildlife Fund (ed. U. Report), Cagliari, Italy.
- JOACHIM, J. (1996). Populations et dialectes, cas du Pinson des arbres. *Le Courrier de l'Environnement de l'I.N.R.A.* **27** 5-16.
- JOACHIM, J. & LAUGA, J. (1996). Populations et dialectes chez le Pinson. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la vie / Life Sciences* **319** 231-239.
- JOHNSON, H. E., BLEICH, V. C., KRAUSMAN, P. R. & KOPROWSKI, J. L. (2006). Effects of antler breakage on mating behavior in male tule elk (*Cervus elaphus nannodes*). *European Journal of Wildlife Research* **53**, 9-15.
- JOKLIK, W. K., MOSS, B., FIELDS, B. N., BISHOP, D. H. L. & SANDAKHCHIEV, L. S. (1993). Why the smallpox virus stocks should not be destroyed. *Science* **262**, 1225-1226.
- JOLEAUD, L. (1913). Etudes de géographie zoologique sur la Berbérie - I - Les Cervidés. *Revue africaine* **56**, 471-499.
- JOLEAUD, L. (1925). Etudes de Géographie zoologique sur la Berbérie : Les ruminants cervicornes. In *Volume jubilaire de Gorjanovic-Krambergera*, pp. 8 fig. 2 tabl. Pl. 11, Zagreb.
- JOLEAUD, L. (1926). Les Mammifères. *Bulletin de la Société des Sciences historiques et naturelles de Corse* **45**, 35-107.
- JONES, C. G., LAWTON, J. H. & SCHACHAK, M. (1994). Organism as ecosystem engineers. *Oikos* **69**, 373-386.
- JOUVENTIN, P. (1989). Importance et fragilité du patrimoine biologique des TAAF : Oiseaux et Mammifères, pp. 287-293. CNFRA, Paris.
- KALMBACH, E., FURNESS, R. W. & GRIFFITHS, R. (2005). Sex-biased environmental sensitivity : Natural and experimental evidence from a bird species with larger females. *Behavioral Ecology* **16**, 442-449.
- KENDALL, M. G. (1962). *Rank correlation methods*, London.
- KERBOEUF, D. & GODU, J. (1981). Les strongyloses gastro-intestinales, données épidémiologiques et diagnostic chez les caprins. *Bulletin des Groupements Techniques Vétérinaires* **3**, 67-84.
- KIDJO, N. (1999). Socialité et accès à une ressource alimentaire chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon*) : Expérimentation sur un groupe de mâles captifs, Université François Rabelais de Tours.

- KIMURA, M. & CROW, J. F. (1963). On the maximum avoidance of inbreeding. *Genetical Research* **4**, 399-415.
- KLEIN, F. (1982). Méthodes de recensement des populations de cerfs. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* **62**.
- KNIGHT, R. R. (1970). The Sun River elk herd. *Wildlife Monographs* **23**, 1-66.
- KNOWLES, J. & WAKEFIELD, S. (1992). Przewalski's horse. In *Zebras, Asses, and Horses: an Action Plan for the Conservation of Wild Equids* (ed. P. Duncan), pp. 21-23. IUCN/SSC Equid Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland.
- KOH, L. P., DUNN, R. D., SODHI, N. S., COLWELL, R. K., PROCTOR, H. C. & SMITH, V. S. (2004). Species co-extinctions and the biodiversity crisis. *Science* **305**, 1632-1634.
- KOMDEUR, J., DAAN, S., TINBERGEN, J. & MATEMAN, C. (1997). Extreme adaptive modification in sex ratio of the Seychelles warbler's eggs. *Nature* **385**, 522-525.
- KRASINSKI, Z. (1967). Free living European bisons. *Acta Theriologica* **12**, 391-405.
- KRUTILLA, J. V. (1968). Conservation Reconsidered. *American Economic Review* **57**, 777-786.
- KRUUK, L. E. B., CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D. & PEMBERTON, J. M. (1999). Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature* **399**, 459-461.
- KRUUK, L. E. B., SLATE, J., PEMBERTON, J. M., BROTHERSTONE, S., GUINNESS, F. & CLUTTON-BROCK, C. T. (2002). Antler size in red deer : heritability and selection but no evolution. *Evolution* **56**, 1683-1695.
- LACY, R. C. (1989). Analysis of founder representation in pedigrees : Founder equivalents and founder genome equivalents. *Zoo Biology* **8**, 111-123.
- LACY, R. C. (1992). The effects of inbreeding on isolated populations are minimum viable population sizes predictable ? In *Conservation Biology : The Theory and Practice of Nature Conservation Preservation and Management* (ed. P. L. J. Fiedler, S. K.), pp. 277-296. Chapman & Hall, New York.
- LACY, R. C. (2000). Should we select genetic alleles in our conservation breeding programs ? *Zoo Biology* **19**, 279-282.
- LAILOLO, P. & TELLA, J. L. (2005). Habitat fragmentation affects culture transmission : Patterns of song matching in Dupont's lark. *Journal of Applied Ecology* **42**, 1183-1193.
- LANDE, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science* **241**, 1455-1460.
- LANDE, R. & BARROWCLOUGH, G. F. (1987). Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In *Soulé, M. E. & Gilpin, M.* (ed. V. P. f. Conservation), pp. 87-123. Sinauer and Associates, Sunderland.
- LANG, J. W. & ANDREWS, H. V. (2005). Temperature-dependent sex determination in crocodylians. *Journal of Experimental Zoology* **270**, 28-44.

- LANGVATN, R. (1977). Social behavior and population structure as a basis for censusing red deer population. In *XIIIth Congress Game Biology* (ed. T. J. Peterle), pp. 77-89, Atlanta, USA.
- LE GUYADER, H. (2002). Doit-on abandonner le concept d'espèce ? *Le Courrier de l'environnement* **46**.
- LE PENDU, Y., GUILHEM, C., BRIEDERMANN, L., MAUBLANC, M. L. & GERARD, J. F. (2000). Interactions and associations between age and sex classes in mouflon sheep (*Ovis gmelini*) during winter. *Behavioural Processes* **52**, 97-107.
- LEANDRI, P. A. F. (1998). Le cerf de Corse, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort.
- LEBART, L., MORINEAU, A. & PIRON, M. (1995). *Statistique exploratoire multidimensionnelle*, Paris.
- LEBRETON, J. D. (1981). Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux : Modèles mathématiques en temps discret, Université Claude Bernard.
- LEIGNEL, V. & HUMBERT, J. F. (2000). Mitochondrial DNA variation in benzimidazole-resistant and -susceptible populations of the small ruminant parasite *Teladorsagia circumcincta*. *Journal of Heredity* **92**, 503-506.
- LENEINDRE, P. (1987). Influence de différents facteurs sur l'intégration sociale du jeune chez les bovins. In *Organisation sociale chez les vertébrés*, vol. Les colloques de l'INRA (ed. R. S. Campan, F.), pp. 101-114. INRA, Paris.
- LEONARD, Y., CUGNASSE, J. M., GAUDIN, J. C. & MAILLARD, D. (1991). Méthodes de recensement et de suivi des populations de cervidés en région méditerranéenne française : bilan, perspectives. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* **163**, 29 - 38.
- LEONI, J. (1978a). Projet de réintroduction de *Cervus elaphus corsicanus* en Corse - Mission sarde en Corse : compte rendu (ed. U. Report). Parc Naturel régional de Corse, Ajaccio, France.
- LEONI, J. (1978b). Projet de réintroduction en Corse de *Cervus elaphus corsicanus* - Rapport sur la 2ème mission Sardaigne Corse des 19-24 septembre 1978 (ed. U. Report). Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- LEONI, J. (1980). Projet de réintroduction de *Cervus elaphus corsicanus* en Corse - Rapport de mission du P.N.R.C. en Sardaigne du 29 et 30 octobre 1980 (ed. U. Report). Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- LEONI, J. (1985). Le cerf de Corse : Projet de réintroduction. *Bulletin Mensuel de l'O.N.C.* **94**, 18-20.
- LESEL, R. (1967). Contribution à l'étude écologique de quelques mammifères importés aux îles Kerguelen. *TAAF* **38**, 3-40.
- LÉSEL, R. & DERENNE, P. (1975). Introducing animals to Iles Kerguelen. *Polar Record* **17**, 485-494.

- LEVEQUE, C. & MOUNOLOU, J. C. (2001). *Biodiversité - Dynamique biologique et conservation*. Dunod, Paris.
- LEWONTIN, R. C. (1978). L'adaptation. *Pour la Science* **13**, 125-137.
- LHONORE, J. (1999). Apports complémentaires de l'entomologie et des autres disciplines naturalistes pour une meilleure connaissance et une gestion durable des milieux. *U.E.F. Les Nouvelles de l'Entomologie française* **6 et 7**, 6-9 et 18-19.
- LIEBERMAN, P. (1984). *The Biology and Evolution of Language*, Cambridge, MA.
- LIMA, S. L. (1995). Back to the basics of anti-predatory vigilance : the group-size effect. *Animal Behaviour* **49**, 11-20.
- LINCOLN, G. A. (1972). The role of antlers in the behaviour of red deer. *Journal of Experimental Zoology* **185**, 233-250.
- LINCOLN, G. A., YOUNGSON, R. W. & SHORT, R. V. (1970). The social and sexual behaviour of the red deer stag. *Journal of Reproduction and Fertility* **1**, 71-103.
- LIVOREIL, B., PICARD, S. & HIGNARD, C. (2003). Comportement antiprédateur et conservation de la tortue d'Hermann *Testudo hermanni hermanni*. In *L'éthologie appliquée aujourd'hui - Gestion des espèces et des habitats*, vol. 2 (ed. C. Baudoin), pp. 79-85. ED, France, Levallois Perret.
- LODGE, D. M. (1993). Biological invasions : Lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **8**, 133-137.
- LOE, L. E., IRVINE, R. J., BONENFANT, C., STIEN, A., LANGVATN, R., ALBON, S. D., MYSTERUD, A. & STENSETH, N. C. (2006). Testing five hypotheses of sexual segregation in an arctic ungulate. *Journal of Animal Ecology* **75**, 485 - 496.
- LONG, A. M., MOORE, N. P. & HAYDEN, T. J. (1998). Vocalizations in red deer (*Cervus elaphus*), sika deer (*Cervus nippon*), and red x sika hybrids. *Journal of Zoology* **244**, 123-134.
- LOREAU, M. (2005). Enjeux de la Science et de la Gouvernance. In *Biodiversité : Science et Gouvernance* (ed. C. s. plénières), pp. 53-59, Paris.
- LOUDIERE, L. (1996). Diagnostic expérimental des parasitoses du chien et du chat, Université Paul Sabatier.
- LUDT, C. J., SCHROEDER, W., ROTTMAN, O. & KUEHN, R. (2004). Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**, 1064-1083.
- LYDEKKER, R. (1898). *The deer of all lands. A history of the family Cervidae living and extinct*, London, U.K.
- MAC ARTHUR, R. H. & LEVINS, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* **101**, 377-385.
- MAC ARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J., U.S.A.

- MACEDONIA, J. M. & STRANGER, K. F. (1994). Phylogeny of the Lemuridae revisited : Evidence from communication signals. *Folia Primatologica* **63**, 1-43.
- MACNELLY, J. & STRAHM, W. (1997). L'U.I.C.N. et les espèces étrangères envahissantes : un cadre d'action. In *Conservation de la vitalité et de la diversité. Compte-rendu de l'atelier sur les espèces étrangères envahissantes au Congrès mondial sur la conservation* (ed. U.I.C.N.), pp. 3-10, Ottawa.
- MAHER, C. R. & BYERS, J. A. (1987). Age-related changes in reproductive effort of male bison. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**, 91-96.
- MAILLARD, D. & CASANOVA, J. B. (1994). Appétence du cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) pour des arbres, arbustes et arbrisseaux méditerranéens. *Mammalia* **58**.
- MALGRAS, J. & MAILLARD, D. (1996). Spectral analysis and population biology : analysis of red deer (*Cervus elaphus L.*) roaring activity. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Série III - Sciences de la Vie* **319**, 921-929.
- MARCHAND, B. (1993). *Les animaux parasites - Biologie et Systématique*, Dakar.
- MARSHALL, T. C., COLTMAN, D. W., PEMBERTON, J. M., SLATE, J., SPALTON, J. A., GUINNESS, F. E., SMITH, J. A., PILKINGTON, J. G. & CLUTTON-BROCK, T. H. (2002). Estimating the prevalence of inbreeding from incomplete pedigrees. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **269**, 1533-1539.
- MARSHALL, T. C., SLATE, J., KRUUK, L. E. B. & PEMBERTON, J. M. (1998). Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* **7**, 639-655.
- MARSHALL, T. C., SUNNUCKS, P., SPALTON, J. A., GRETH, A. & PEMBERTON, J. M. (1999). Use of genetic data for conservation management : The case of the Arabian Oryx. *Animal Conservation* **2**, 269-278.
- MARTIN, K. (1998). The role of animal behavior studies in wildlife science and management. *Wildlife Society Bulletin* **26**, 911-920.
- MASON, P. (1994). Parasites of deer in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, **21**, 39-47.
- MASSEMIN-CHALLET, S., GENDNER, J. P., SAMTMANN, S., PICHEGRU, L., WULGUE, A. & LE MAHO, Y. (2006). The effect of migration strategy and food availability on White Stork (*Ciconia ciconia*) breeding success. *Ibis* **143**, 503-508.
- MASTELLER, M. A. & BAILEY, J. A. (1988). Agonistic behavior among mountain goats foraging in winter. *Canadian Journal of Zoology* **66**, 2585-2588.
- MATURANA, H. R. & VARELA, F. J. (1994). *L'arbre de la connaissance - Racines biologiques de la compréhension humaine*, Paris.
- MAUBLANC, M. L., BIDEAU, E. & VINCENT, J. P. (1987). Flexibilité de l'organisation sociale chez le chevreuil. In *Organisation sociale chez les vertébrés*, vol. n°38 (ed. R. S. Campan, F.), pp. 21-27. Les Colloques de l'INRA, Paris.



- MAUDET, C., MILLER, C., BRASSANO, B., BREITENMOSER-WÜRSTEN, C., GAUTIER, D., OBERXER-RUFF, G., MICHALLET, J., TABERLET, P. & LUIKART, G. (2002). Microsatellite DNA and recent statistical methods in wildlife conservation management : Applications in Alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Molecular Ecology* **11**, 421-436.
- MAY, R. M. (1975). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MAYR, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- MAZZARONE, V., SIEMONI, N., PEDONE, P., LOVARI, C. & MATTIOLI, I. (1991). A method of red deer (*Cervus elaphus* L.) census during the roaring period in a forested area of the northern Apennines (central Italy). In *XXth Congress International Union Game Biology* (ed. C. S. E. J.), pp. 140-145. University Agricultural Sciences, Gödöllő, Hungary.
- MC COMB, K. (1987). Roaring by red deer stags advances the date of oestrus in hinds. *Nature* **330**, 648-649.
- MCCOMB, K. E. (1988). Roaring and reproduction in red deer, *Cervus elaphus*, University of Cambridge.
- MCCOMB, K. E. (1991). Female choice for high roaring rate in red deer (*Cervus elaphus*). *Animal Behaviour* **41**, 79-88.
- MCCULLOUGH, D. R., HIRTH, D. H. & NEWHOUSE, S. J. (1989). Resource partitioning between sexes in white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* **53**, 277-283.
- MCDUGALL, P. T., RÉALE, D., SOL, D. & READER, S. M. (2005). Wildlife conservation and animal temperament : Causes and consequences of evolutionary change for captive, reintroduced, and wild populations. *Animal Conservation* **9**, 39-48.
- MCELLIGOTT, A. G., BIRRER, M. & VANNONI, E. (2006). Retraction of the mobile descended larynx during groaning enables fallow bucks (*Dama dama*) to lower their formant frequencies. *Journal of Zoology* **270**, 340-345.
- MEAGHER, T. R. (1986). Analysis of paternity within a natural population of *Chamaelirium luteum*. 1. Identification of most-likely male parents. *American Naturalist* **128**, 199-215.
- MECHKOUR, F. (2002). Organisation et fonctionnement d'une population de springboks (*Antidorcas marsupialis*) vivant en semi-liberté : Recherche des déterminants proximaux, Université Paul Sabatier - Institut de recherche sur les Grands Mammifères (INRA).
- MEFFE, G. K. (1999). Conservation medicine. *Conservation Biology* **13**, 953-954.

- MEIJAARD, E. & GROVES, C. P. (2004). Morphometrical relationships between South-east Asian deer (*Cervidae, tribe Cervini*) : Evolutionary and biogeographic implications. *Journal of Zoology* **263**, 179-196.
- MEIRI, S., DAYAN, T. & SIMBERLOFF, D. (2004). *The American Naturalist* **163**, 469-479.
- MENCH, J. A., SWANSON, J. C. & STRICKLIN, W. R. (1990). Social stress and dominance among groups members after mixing beef cows. *Canadian Journal of Animal Science* **70**, 345-354.
- MENKE, C., WAIBLINGER, S. & FÖLSCH, D. (2000). Die Bedeutung von Managementmaßnahmen im Laufstall für das Sozialverhalten von Milchkühen. *Deutsche Tierärztliche Wochenschrift* **107**, 262-268.
- MEROLA, M. (1994). A reassessment of homozygosity and the case for inbreeding depression in the Cheetah. *Conservation Biology* **8**, 961-971.
- MEZZICHE, A. (1984). Les formes libres de strongles digestifs des Ruminants : méthodes de coprocultures, recherche de la sensibilité à la cyanamide calcique., Ecole Vétérinaire de Maison Alfort.
- MICHALLET, J., TOÏGO, C. & BLANC, D. (1997). La taille des groupes, un bioindicateur chez le bouquetin des Alpes. *Bulletin Mensuel de l'O.N.C.*, 16-21.
- MICHELENA, P., BOUQUET, P. M., DISSAC, A., FOURCASSIE, V., LAUGA, J., GERARD, J. F. & BON, R. (2004). An experimental test of hypotheses explaining social segregation in dimorphic ungulates. *Animal Behaviour* **68**, 1371-1380.
- MILLAM, J. R., ROUDYBUSH, T. E. & GRAU, C. R. (1988). Influence of environmental manipulation and nest-box availability on reproductive success of captive Cockatiels (*Nymphicus hollandicus*). *Zoo Biology* **7**, 25-34.
- MILLER, G. S. (1912). *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia), in the collections of the British Museum*, London, UK.
- MILLS, L. S., SOULE, M. E. & DOAK, D. F. (1993). The keystone - species concept in ecology and conservation. *BioScience* **43**, 219-224.
- MOLLER, A. P. & LEGENDRE, S. (2001). Allee effect, sexual selection and demographic stochasticity. *Oikos* **92**, 27.
- MONTGOMERY, M. E., BALLOU, J. D., NURTHEN, R. K., ENGLAND, P. R., BRISCOE, D. A. & FRANKHAM, R. (1997). Minimizing kinship in captive breeding programs. *Zoo Biology* **16**, 377-389.
- MORGAN, E. R., LUNDERVOLD, M., MEDLEY, G. F., SHAIKENOV, B. S., TORGERSON, P. R. & MILNER-GULLAND, E. J. (2006). Assessing risks of disease transmission between wildlife and livestock : The Saiga antelope as a case study. *Biological Conservation* **131**, 244-254.

- MORGAN, E. R., MILNER-GULLAND, E. J., TORGERSON, P. R. & MEDLEY, G. F. (2004). Ruminating on complexity : Macroparasites of wildlife and livestock. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 181-188.
- MOSS, R., PIERTNEY, S. B. & PALMER, C. F. (2003). The use and abuse of microsatellite DNA markers in conservation biology. *Wildlife Biology* **9**, 243-250.
- MOYLE, L. C., STINCHCOME, J. R., HUDGENS, B. R. & MORRIS, W. F. (2003). Conservation genetics in the recovery of endangered animal species : A review of US endangered species recovery plans (1977-1998). *Animal Biology and Conservation* **26**, 85-95.
- MULLER, H. P. & HAJIB, S. (1996). La réintroduction du cerf de Berbérie au Maroc. *Terre et Vie* **82**, 7p.
- MYERS, S. A., MILLAM, J. R., ROUDYBUSH, T. E. & GRAU, C. R. (1988). Reproductive success of hand-raised vs. parent-reared Cockatiels. *Auk* **105**, 536-542.
- MYKAA, J. L., LEARA, T. L., HOUCKB, M. L., RYDERB, O. A. & BAILEYA, E. (2003). FISH analysis comparing genome organization in the domestic horse (*Equus caballus*) to that of the Mongolian wild horse (*E. przewalskii*). *Cytogenetic and Genome Research* **102**, 222-225.
- MYSTERUD, A., SOLBERG, E. J. & YOCCOZ, N. G. (2005). Ageing and reproductive effort in male moose under variable levels of intrasexual competition. *Journal of Animal Ecology* **74**, 742-754.
- NEGUS, V. E. (1949). *The Comparative Anatomy and Physiology of the Larynx*, New York.
- NEI, M. (1978). Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* **89**, 583-590.
- NOCTURE, M. (1986). Etude de l'infestation des pâturages d'altitude par les strongles de chamois, Ecole Nationale Vétérinaire.
- NOLDUS, L. P., TRIENES, R. J., HENDRIKSEN, A. H., JANSEN, H. & JANSEN, R. G. (2000). The Observer Video-Pro : New software for the collection, management, and presentation of time-structured data from videotapes and digital media files. *Behavior research methods, instruments & computers : A journal of the Psychonomic Society* **32**, 197-206.
- NORTON, T. M. (1993). Preventive medicine protocols for reintroduction programs. In *Proceedings of the Annual Meeting of the American Association of Zoo Veterinarians*, pp. 323-332. American Association of Zoo Veterinarians, Philadelphia.
- O.I.E. (2005). Report of the meeting of the O.I.E. Working Group on Wildlife Diseases (ed. W. O. f. A. Health), Paris.
- O.N.C. (1982). Méthodes de recensement des populations de cerfs. *Bulletin Mensuel de l'O.N.C.* **62**.
- OAKENFULL, E. A. & RYDER, O. A. (1998). Mitochondrial control region and 12S rRNA variation in Przewalski's horse (*Equus przewalskii*)

*Animal Genetics* **29**, 456-459.

- OSTERMANN, S. D., DEFORGE, J. R. & EDGE, W. D. (2001). Captive Breeding and Reintroduction Evaluation Criteria : A Case Study of Peninsular Bighorn Sheep. *Conservation Biology* **15**, 749-760.
- OSTROWSKI, S., ANAJARIYYA, S., KAMP, E. M. & BEDIN, E. (2002). Isolation of *Brucella melitensis* from an Arabian oryx (*Oryx leucoryx*). *Veterinary Record* **150**, 186–188.
- OYAMA, S. (1985). *The ontogeny of information - Developmental systems and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PACKER, C., PUSEY, A. E., ROWLEY, H., GILBERT, D. A., MARTENSON, J. & O'BRIENS, S. J. (1991). Case Study of a Population Bottleneck : Lions of the Ngorongoro Crater. *Conservation Biology* **5**, 219-230.
- PAINE, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* **100**, 65-75.
- PAINE, R. T. (1969). A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* **103**, 91-93.
- PAINE, R. T. (1980). Food webs : linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* **49**, 667-685.
- PAINE, R. T. (1992). Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature* **355**, 73-75.
- PANAYOTOVA-PENCHEVA, M. S. (2006). New records of protostrongylid lungworms from wild ruminants in Bulgaria. *Veterinarni Medicina* **51**, 477-484.
- PASCAL, M. (1980). Structure et dynamique de la population de chats haret de l'archipel des Kerguelen. *Mammalia* **44**, 161-182.
- PASCAL, M. (1983). L'introduction des espèces mammaliennes dans l'Archipel des Kerguelen (océan Indien sud) - Impact de ces espèces exogènes sur le milieu insulaire. *Comptes Rendus de la Société Biogéographique* **59**, 257-267.
- PASCAL, M. (1984). Le Chat haret (*Felis catus* L. 1758) aux îles Kerguelen. *Arvicola* **1**, 31-35.
- PASCAL, M. (1994). Je suis le Chat qui s'en va tout seul et tous lieux se valent pour moi. *Le Courrier de l'environnement*.
- PASCAL, M. & CHAPUIS, J. L. (1999). Eradication des mammifères introduits en milieux insulaires : Questions préalables et mise en application. In *Devenir des populations animales et végétales introduites ou réintroduites : Déclin ou prolifération*, vol. Supplément 7, 2000 (ed. R. d. E. L. T. e. L. Vie)), pp. 85-104. F. Bourlière, Niederbronn les Bains (Bas Rhin).
- PASCAL, M., PISANU, B. & BEAUCOURNU, J. C. (1997). Faunes parasitaires (*Siphonaptères, Helminthes*) des îles de la Mer d'Iroise, pp. 8p. CNRS-CEFE, Montpellier.
- PAV, J. & ZAJICEK, D. (1981). Zdravotni stav sparkate zvere v oblastech prumyslovymi imisemi. *Prace Vyzkumneho Ustavu Lesniko Hospodarstvi a Myslivosti* **58**, 213-228.

- PEEK, J. M., LE RESCHE, R. E. & STEVENS, D. R. (1974). Dynamics of moose aggregations in Alaska, Minnesota, and Montana. *Journal of Mammalogy* **55**, 126-137.
- PEMBERTON, J. M. & BALMFORD, A. P. (1987). Lekking in fallow deer. *Journal of Zoology* **231**, 762-765.
- PEMBERTON, J. M., COLTMAN, D. W., SMITH, J. A. & PILKINGTON, J. G. (1999). Molecular analysis of a promiscuous, fluctuating mating system. *Biological Journal of the Linnean Society* **68**, 285-301.
- PÉPIN, D., CARGNELUTTI, B., GONZALEZ, G., JOACHIM, J. & REBY, D. (2001). Diurnal and seasonal variations of roaring activity of farmed red deer stags. *Applied Animal Behaviour Science* **74**, 233-239.
- PEREIRA, E. (2000). Présence du Cervidé *Megaloceros (Nesoleipoceros) cazioti* (Depéret, 1897) dans le gisement pléistocène de Corte (Corse). *Géodiversitas* **22**, 433-455.
- PEREIRA, E. (2001). Le peuplement mammalien quaternaire de Corse (Post-Glaciaire exclu) : Son contexte environnemental, biologique et physique.
- PEREIRA, E. & BONIFAY, M. F. (1998). Etude préliminaire des restes de cervidés de la grotte de la Coscia (Rogliano Haute Corse). *Paleo* **10**, 43-60.
- PERRIER, R. (1929). *La faune de la France illustrée - Arachnides Crustacés*, Paris.
- PERRY, S. & MANSON, J. H. (2003). Traditions in monkeys. *Evolutionary Anthropology* **12** 71-81.
- PFEIFER, S. (1996). Dispersal and captive mammal management. In *Wild Mammals in Captivity* (ed. D. G. Kleiman, Allen, M., Thompson, K. & Lumpkin S.), pp. 284-289. University of Chicago Press, Chicago.
- PICKETT, S. T. A. & WHITE, P. S. (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, New York.
- PIÉLOU, E. C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collection. *Journal of Theoretical Biology* **13**, 131-144.
- PIETSCHMANN, W. (1977). *Zur Grösse des Rothirsches (Cervus elaphus L.) in vor-und frühgeschichtlicher Zeit (Untersuchung and Knochenfunden aux archäologischen Ausgrabungen)*, Munich.
- PIRY, S., ALAPETITE, A., CORNUET, J. M., PAETKAU, D., BAUDOUIN, L. & ESTOUP, A. (2004). GeneClass2 : A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. *Journal of Heredity* **95**, 536-539.
- PISANU, B., CHAPUIS, J. L. & DURETTE-DESSET, M. C. (2001). Helminths From Introduced Small Mammals on Kerguelen, Crozet, and Amsterdam Islands (Southern Indian Ocean). *Journal of Parasitology* **87**, 1205-1208.
- PISANU, B., CHAPUIS, J. L., DURETTE-DESSET, M. C., BOUSSES, P. & REALE, D. (1994). Inventaire préliminaire des helminthes gastro-intestinaux du mouflon de Corse (*Ovis*

- Ammon musimon*) de l'île Haute, Archipel de Kerguelen. *Gibier Faune Sauvage* **11**, 327-338.
- PISANU, B., CHAPUIS, J. L., DURETTE-DESSET, M. C. & MORAND, S. (2002). Epizootiology of *Syphacia obvelata* from a domestic mouse population on the Subantarctic Kerguelen Archipelago. *Journal of Parasitology* **88**, 645-649.
- PITRA, C., FICKEL, J., MEIJAARD, E. & GROVES, C. (2004). Evolution and phylogeny of old world deer. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **33**, 880-895.
- PIVETEAU, J. (1961). Quelques mammifères singuliers de Corse et des îles Baléares et leur signification paléogéographique. In *Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité* pp. 49-54. Colloque international du. C.N.R.S. n° 94 (1959), Banyuls sur Mer.
- PLOTKIN, P. T., WICKSTEN, M. K. & AMOS, A. F. (1992). Feeding ecology of the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* in the Northwestern Gulf of Mexico. *Marine Biology* **115**, 1-5.
- POGLAYEN, G., MANFREDI, M. T., CAPELLI, G., ALTINIER, E., BOGGIO-SOLA, L. & MARAGNO, M. (1988). Research on parasites of the respiratory tract of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Parassitologia-Roma* **30**, 144-145.
- PRATESI, F. & VELLA, R. (1970). Le Cerf de Sardaigne (ed. B. C.I.C.). W.W.F.
- PRESTWOOD, A. K., PURSGLOVE, S. R. & HAYES, F. A. (1976). Parasitism among White-Tailed Deer and domestic Sheep on common range. *Journal of Wildlife Diseases* **12**, 380-385.
- PRICE, R. D., HELLENTHAL, R. A. & PALMA, R. L. (2003). World checklist of chewing lice with host associations and keys to families and genera. In *The Chewing Lice: World Checklist and Biological Overview*, vol. Special Publication no. 24. (ed. R. D. Price, Helleenthal, R. A., Palma, R. L., Johnson, K. P. & Clayton, D. H.), pp. 448. Natural History Survey, Champaign, IL: Illinois
- PRIMACK, R. B. (1993). *Essentials of conservation Biology*, Sunderland, Mass., U.S.A.
- PROKHOROVA, F. (1985). The effect of climatic factors on strongyloidosis prevalence. *Medicinskaâ Parazitologiâ i Parazitarnye Bolezni* **2**, 34-40.
- PUCEK, Z. (1986). Bison bonasis (Linnaeus, 1758) - Wisent. In *Handbuch der Säugetier Europas* (ed. A. Verlag), pp. 278-315, Wiesbaden, Germany.
- PULLIN, A. S. (2002). *Conservation Biology*, Cambridge.
- QUELLER, D. C., STRASSMAN, J. E. & HUGHES, C. R. (1993). Microsatellites and kinship. *Trends in Ecology & Evolution* **8**, 285-288.
- RAHBEK, C. (1993). Captive breeding : A useful tool in the preservation of biodiversity ? . *Biodiversity and Conservation* **2**, 426-437.
- RAIA, P. & MEIRI, S. (2006). The island rule in large mammals : Paleontology meets Ecology. *Evolution* **60**, 1731-1742.

- RALLS, K. & BALLOU, J. (1983). Extinctions : Lessons from zoos. In *Genetics and conservation* (ed. S. M. Schoenwald-Cox, Chambers, S. M., MacBride, B. & Thomas, L.), pp. 164-184. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California.
- RALLS, K., BARASCH, C. & MINKOWSKI, K. (1975). Behavior of captive mouse deer, *Tragulus napu*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **37**, 356-378.
- RANDALL, A. (1988). What mainstream economists have to say about the value of biodiversity. In *Biodiversity* (ed. E. O. P. Wilson, F. M. ), pp. 217-223. National Academy Press, Washington.
- RANDI, E., MUCCI, N., CLARO-HERGUETA, F., BONNET, A. & DOUZERY, E. J. P. (2001). A mitochondrial DNA control region phylogeny of the Cervinae : Speciation in Cervus and implications for conservation. *Animal Conservation* **4**, 1-11.
- RANNALA, B. & MOUNTAIN, J. L. (1997). Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**, 9197-9201.
- RAYMOND, M. & ROUSSET, F. (1995). GENEPOP (version 1,2) : Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**, 248-249.
- RAYNAUD, J. P., LAUDREN, G. & JOLIVET, G. (1974). Interprétation épidémiologique des nématodoses gastrointestinales bovines évoluant au pâturage sur animaux "témoins". *Annales de Recherches Vétérinaires* **5**, 115-145.
- REBY, D. (1998). Etude de la communication sonore chez les Cervidés : Prise en compte de la dimension individuelle, Université Paul Sabatier.
- REBY, D. (2001). L'exagération de l'expression sonore de la taille corporelle est-elle à l'origine de la descente du larynx chez les cervidés polygynes ? *Annales de la Fondation Fyssen* **16**, 61-70.
- REBY, D., ANDRE-OBRECHT, R., GALINIER, A., FARINAS, G. & CARGNELUTTI, B. (2006). Cepstral coefficients and hidden Markov models reveal idiosyncratic voice characteristics in red deer (*Cervus elaphus*) stags. *Journal of the Acoustical Society of America* **120**, 4080-4089.
- REBY, D., JOACHIM, J., LAUGA, J., S., L. & AULAGNIER, S. (1998). Individuality in the groans of fallow deer (*Dama dama*) bucks. *Journal of Zoology* **245**, 79-84.
- REBY, D. & MCCOMB, K. (2003a). Anatomical constraints generate honesty : acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal Behaviour* **65**.
- REBY, D. & MCCOMB, K. (2003b). Vocal communication and reproduction in deer. *Advances in the Study Behaviour* **33**, 231-264.
- RECUERDA, P. & ARIAS DE REYNA, L. (1980). Ethograma del ciervo (*Cervus elaphus*) en período de no reproducción. *Donana, Acta Vertebrata* **7**, 229-248.
- REID, W. V. & MILLER, K. R. (1989). *Keeping Options Alive : The Scientific Basis for Conserving Biodiversity*, Washington (D.C.).

- REYMONDS, A., LAWRENCET, C., CSERHALMI-FRIEDMAN, P. B., CHRISTIANO, A. M. & JAHODA, C. A. B. (1999). Restoration of an inbred adder population. *Nature* **402**, 34-35.
- REYNOLDS, J. D. (1996). Animal breeding systems. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 68-72.
- RISCH, S. J. & CAROLL, C. R. (1982). Effects of a keystone predaceous ant, *Solenopsis germinata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology* **63**, 1979-1983.
- RIVERA, A. C. & FERNÁNDEZ, C. A. (2004). A management plan for the European pond turtle (*Emys orbicularis*) populations of the Louro river basin (Northwest Spain). *Biologia, Bratislava* **59**, 161-171.
- ROBERT, N., WALZER, C., RÜEGG, S. R., KACZENSKY, P., GANBAATAR, O. & STAUFFER, C. (2005). Pathologic findings in reintroduced Przewalski's Horses (*Equus caballus przewalskii*) in southwestern Mongolia. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* **36**, 273-285.
- ROSENZWEIG, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*, New York.
- ROSS, K. G. (2001). Molecular ecology of social behaviour : Analyses of breeding systems and genetic structure. *Molecular Ecology* **10**, 265-284.
- ROSCA, L. (1992). Points in question : Endangered parasite species. *International Journal for Parasitology* **22**, 265-266.
- ROZIER, Y. (1999). Contribution à l'étude de la Biologie de la Conservation de *Maculinea* sp. (LEPIDOPTERA / LYCAENIDAE) dans les zones humides de la vallée du Haut-Rhône, Caude Bernard 1.
- RUBENSTEIN, D. I. (1986). Ecology and sociality in horses and zebras. In *Ecological Aspects of Social Evolution* (ed. R. D. I. W. R. W.), pp. 282-302. Princeton University Press, Princeton New Jersey.
- RUCKSTUHL, K. E. & NEUHAUS, P. (2002). Sexual segregation in ungulates : a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews* **77**, 77-96.
- RÜEGG, S. R., TORGERSON, P. R., DOHERR, M. G., DEPLAZES, P., BÖSE, R., ROBERT, N. & WALZER, C. (2006). Equine piroplasmoses at the reintroduction site of the Przewalski's horse (*Equus ferus przewalskii*) in Mongolia. *Journal of Wildlife Diseases* **42**, 518-526.
- SACCHERI, I., KUUSSAARI, M., KANKARE, M., VIKMAN, P., FORTELIUS, W. & HANSKI, I. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* **392**, 491-494.
- SAETHER, B. E., ENGEN, S., LANDE, R., MOLLER, A. P., BENSCH, S., HASSELQUIST, D., BEIER, J. & LEISLER, B. (2004). Time to extinction in relation to mating system and type of density regulation in populations with two sexes. *Journal of Animal Ecology* **73**, 925-934.



- SAETHER, B. E., GROGAN, V., TRYJANOWSKI, P., BARBRAUD, C., STEINAR, E. & FULIN, M. (2006). Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the white stork. *Journal of Animal Ecology* **75**, 80.
- SAINT GIRONS, M. C. (1973). *Les Mammifères de France et du Bénélux (faune marine exceptée)*, Paris.
- SALENSKY, W. (1907). *Przewalsky's horse*, London.
- SALOTTI, M., BAILON, S., BONIFAY, M. F., COURTOIS, J. Y., DUBOIS, J. N., FERRANDINI, J., FERRANDINI, M., LA MILZA, J. C., MOURER-CHAUVIRE, C., POPELARD, J. B., QUINIF, Y., REAL-TESTUD, A. M., MINICONI, C., PEREIRA, E. & PERSIANI, C. (1997). Castiglione 3, un nouveau remplissage fossilifère d'âge Pléistocène moyen dans le karst de la région d'Oletta (Haute-Corse, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* **323**, 67-74.
- SALOTTI, M., BELLOT-GOURLET, L., COURTOIS, J. Y., DUBOIS, J. N., LOUCHART, A., MOURER-CHAUVIRE, C., ORBELIN, C., PEREIRA, E., POUPEAU, G. & TRAMONI, P. (2000). La fin du Pléistocène supérieur et le début de l'Holocène en Corse : Apports paléontologique et archéologique du site de Castiglione (Oletta, Haute-Corse). *Quaternaire* **11**, 219-230.
- SANCHEZ-PRieto, C. B., CARRANZA, J. & PULIDO, F. J. (2004). Reproductive behavior in female Iberian red deer : effects of aggregation and dispersion of food. *Journal of Mammalogy* **85**, 761-767.
- SANGES, M. (1987). Gli strati del Neolitico antico e medio nella Grotta Corbeddu di Oliena (Nuoro). In *Atti della XXVI Riunione Scientifica I.I.P.P.*, vol. Nota preliminare, pp. 825-830, Firenze.
- SARRAZIN, F. (1999). Démographie des réintroductions. In *Devenir des populations animales et végétales introduites ou réintroduites : déclin ou prolifération*, vol. Supplément 7, 2000 (ed. R. d. E. L. T. e. L. Vie)), pp. 107-108. F. Bourlière, Niederbronn les Bains (Bas Rhin).
- SARRAZIN, F. & BARBAULT, R. (1996). Reintroduction : Challenges and Lessons for Basic Ecology. *Tree* **11**, 474-478.
- SAUPER, H. (2005). Darwin's nightmare. Ad Vitam, Autriche, Belgique, France.
- SCHAAL, A. (1982). Influence de l'environnement sur les composantes du groupe social chez le daim *Cervus (Dama) dama* L. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **36**, 161-174.
- SCHAAL, A. & BRADBURY, J. W. (1987). Lek breeding in a deer species. *Biology of Behaviour* **12**, 28-32.
- SCHENK, H. (1976). Analisi della situazione faunistica in Sardegna - Uccelli e Mammiferi. In *AA. VV. S.O.S. Fauna, Animali in Pericolo in Italia* (ed. W.W.F), pp. 465-556, Camerino.
- SCHERRER, B. (1984). *Biostatistique*, Paris.

- SCIAMARELLA, D. & D'AESSANDRO, C. (2004). On the Acoustic Sensitivity of a Symmetrical Two-Mass Model of the Vocal Folds to the Variation of Control Parameters. *Acta Acustica united with Acustica* **90**, 746-761.
- SEAL, U. S. (1985). The realities of preserving species in captivity. In *Animal Extinctions : What Everyone Should Know* (ed. R. J. Hodge), pp. 71-95. Smithsonian University Press, Washington D.C.
- SEAMARK, R. F. (2001). Biotech prospects for the control of introduced mammals in Australia. *Reproduction, Fertility and Development* **13**, 705-711.
- SENNER, J. W. (1980). Inbreeding depression and the survival of zoo populations. In *Conservation biology : An evolutionary ecological perspective* (ed. M. E. W. Soulé, B. A.), pp. 209-224. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- SETCHELL, K. D. R., GOSSELIN, S. J., WELSH, M. B., JOHNSTON, J. O., BALISTRERI, W. F., KRAMER, L. W., DRESSER, B. L. & TARR, M. J. (1987). Dietary estrogens : A probable cause of infertility and liver disease in captive cheetahs. *Gastroenterology* **93**, 225-233.
- SHACKLETON, N. J. (1987). Oxygen isotopes, ice volume and sea level. *Quaternary Science Reviews* **6**, 183-190.
- SHAFFER, C. L. (1990). *Nature Reserve*. Smithsonian Institution, Washington & London.
- SHAFFER, M. L. (1987). Minimum viable population : Coping with uncertainty. In *Viable population for conservation* (ed. M. E. Soulé), pp. 69-86. Cambridge University Press, New York.
- SHANNON, C. & WEAVER, W. (1963). *The mathematical theory of communication*, Urbana, Illinois.
- SHI, J. & DUNBAR, R. I. M. (2005). Feeding competition within a feral goat population on the Isle of Rum, NW Scotland. *Journal of Ethology* **24**, 1439-5444.
- SIGOGNEAU, D. (1960). Etude d'un Cervidé pléistocène de Corse. *Annales de Paléontologie (Vertébrés - Invertébrés)* **46**, 44-77.
- SIMBERLOFF, D. (1998). Small and declining populations. In *Conservation Science and Action* (ed. W. J. Sutherland), pp. 116-134. Blackwells, Oxford.
- SIMBERLOFF, D. & ABELE, L. G. (1982). Refuge design and island biogeographic theory : Effects of fragmentation. *American Naturalist* **120**, 41-50.
- SIMBERLOFF, D. & GOTELLI, N. (1984). Effects of insularization on plant species richness in the prairie - forest ecotone. *Biological Conservation* **29**, 27-46.
- SIMBERLOFF, D. S. (1980). Dynamic equilibrium island biogeography : The second stage. In *Proc. Ornithol. Congr.*, pp. 1289-1295, Berlin.
- SKOGLAND, T. (1994). *Villrein : fra urinnvanner til miljøbarometer (in Norwegian)*, Oslo.
- SLATE, J., MARSHALL, T. & PEMPERTON, J. (2000). A retrospective assessment of the accuracy of the paternity inference program CERVUS. *Molecular Ecology* **9**, 801-808.

- SNYDER, N. F. R., KOENIG, S. E., KOSCHMANN, J., SNYDER, H. A. & JOHNSON, T. B. (1994). Thick-billed Parrot releases in Arizona. *Condor* **96**, 845-862.
- SOL, D., DUNCAN, R. P., BLACKBURN, T. M., CASSEY, P. & LEFEBVRE, L. (2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 5460-5465.
- SONDAAR, P. Y., DE BOER, P. L., SANGES, M., KOTSAKIS, T. & ESU, D. (1984). First report on a Paleolithic culture in Sardinia. **229**, 29-47.
- SOULÉ, M. & SIMBERLOFF, D. (1986). What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves ? *Biological Conservation* **35**, 19-40.
- SOULÉ, M. E. & WILCOX, B. A. (1981). *Conservation Biology : An Evolutionary - Ecological Perspective*, Sunderland MA.
- SOUSA, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**, 353-391.
- SOWERBY, M. E. & POLAN, C. E. (1977). Milk production responses to shifting cows between intraherd groups. *Journal of Dairy Science* **61**, 455-460.
- STASI, P. E. & REGALIA, E. (1904). Grotta Romanelli (Castro, Terra d'Otranto), stazione con faune interglaciali calda e di steppa (nota preventiva). *Archivio per l'Antropologia e l'Etnologia* **34**, 17-81.
- STEWART, J. (1991). Sciences cognitives : Enjeux scientifiques et politiques. *Terminal* **55**, 33-37.
- STEWART, J. (1992). Epistémologie des sciences et de la cognition du langage. *Annales Carnac*. **5**, 115-134.
- STORK, N. E. & LYAL, C. H. C. (1993). Extinction or "co-extinction" rates ? *Nature* **366**, 307.
- STRONG, D. R. (1977). Epiphyte loads, tree falls, and perennial forest disruption : A mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography* **4**, 215-218.
- STRONG, D. R., SIMBERLOFF, D., ABELE, L. G. & THISTLE, A. B. (1983). *Ecological Communities : Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, N.J., U.S.A.
- SUEUR, J. & BOISTEL, R. (1998). La Bioacoustique. *Le Courrier de la Nature* **173**, 32-37.
- SURVIVAL. Bushmen.
- SUTHERLAND, W. J. (1996a). *From Individual Behaviour to Population Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- SUTHERLAND, W. J. (1996b). Predicting the consequences of habitat loss for migratory populations. *Proceedings of the Royal Society* **263**, 1325-1327.
- SUTTIE, J. M. (1979). The effect of antler removal on dominance and fighting behaviour in farmed red deer stags. *Journal of Zoology* **190**, 217-224.

- SWINTON, J., HARWOOD, J., GRENFELL, B. T. & GILLIGAN, C. A. (1998). Persistence thresholds for phocine distemper virus infection in harbour seal *Phoca vitulina* metapopulations. *Journal of Animal Ecology* **67**, 54-68.
- TAINTURIER, D. (2002). Pathologie de la gestation : Les maladies abortives chez les petits ruminants. *Point Vétérinaire* **33**, 34-38.
- TAKATSUKI, S. (1983). Group size of sika deer in relation to habitat type on Kinkazan Island. *Japanese Journal of Ecology* **33**, 419-425.
- TANAKA, Y. (1997). Extinction of populations due to inbreeding depression with demographic disturbances. *Researches on Population Ecology* **39**, 57-66.
- TANAKA, Y. (2000). Extinction of populations by inbreeding depression under stochastic environments. *Population Ecology* **42**, 55-62.
- TEMPLETON, A. R. & READ, B. (1984). Factors eliminating inbreeding depression in a captive herd of Speke's gazelle (*Gazella spekei*). *Zoo Biology* **3**, 177-199.
- TERBORGH, J. W. (1986). Keystone plant resources in the tropical forest. In *Conservation Biology : The Science of Scarcity and Diversity* (ed. M. E. Soulé). Sinauer, Sunderland, M.A.
- TERIO, K. A., STALIS, I. H., ALLEN, J. L., STOTT, J. L. & WORLEY, M. B. (2003). Coccidioidomycosis in Przewalski's horses (*Equus Przewalskii*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* **34**, 339-345.
- THALER, L. (1973). Nanisme et gigantisme insulaire. *La Recherche* **37**, 741-750.
- THEVENON, S., BONNET, A., CLARO, F. & MAILLARD, J. C. (2003). Genetic diversity analysis of captive populations : The Vietnamese sika deer (*Cervus nippon pseudaxis*) in zoological parks. *Zoo Biology* **22**, 465-475.
- THIENPONT, D., ROCHETTE, F. & VANPARIJS, O. F. J. (1979). *Diagnosis of Verminosis by Coprological Examinations*, Beerse.
- THIENPONT, D., ROCHETTE, F. & VANPARIJS, O. F. J. (1986). *Diagnosing helminthiasis by coprological examination*, Beerse.
- THOMAS, C. D. (1994). Extinction, colonization and metapopulations : Environmental tracking by rare species. *Conservation Biology* **8**, 373-378.
- THOMAS, J. A. (1977). Second Report on the Ecology and Conservation of the Large Blue Butterfly. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge, U.K.
- THOMPSON, E. A. & MEAGHER, T. R. (1998). Genetic linkage in the estimation of pairwise relationship. *Theoretical and Applied Genetics* **97**, 857-864.
- THOULESS, C. R. (1990). Feeding competition between grazing red deer hinds. *Animal Behaviour* **40**, 105-111.
- THOULESS, C. R. & GUINNESS, F. E. (1986). Conflict between red deer hinds : the winner always wins. *34*.

- TITZE, I. R. (1992). Phonation threshold pressure: A missing link in glottal aerodynamics. *The Journal of Acoustical Society of America* **91**, 2926-2935.
- TITZE, I. R. (1994). *Principles of voice production*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- TORRIANI, M. V. G., VANNONI, E. & MCELLIGOTT, A. G. (2006). Mother-Young Recognition in an Ungulate Hider Species : A Unidirectional Process. *The American Naturalist* **168**, 412-420.
- TOSO, S. (2002). Cervo - *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758. In *Mammiferi d'Italia : Quaderni di Conservazione della Natura*, vol. 14 (ed. S. M. D. M. A. M.), pp. 253-255.
- TOWNSEND, T. W. & BAILEY, E. D. (1981). Effects of Age, Sex and Weight on Social Rank in Pinned White-tailed Deer. *American Midland Naturalist* **106**, 92-101.
- TURESSON, G. (1922). The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* **3**, 211-350.
- VANDERMEER, J. H. (1969). The competitive structure of communities : An experimental approach with protozoa. *Ecology* **50**, 362-371.
- VANDERMEER, J. H. (1972). Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**, 107-132.
- VANKOVA, D. & MALEK, J. (1997). Characteristics of the vocalizations of Red Deer (*Cervus elaphus*) Hinds and Calves. *Bioacoustics* **7**, 281-289.
- VANNONI, E. & MCELLIGOTT, A. G. (2007). Individual Acoustic Variation in Fallow Deer (*Dama dama*) Common and Harsh Groans : A Source-Filter Theory Perspective. *Ethology* **113**, 223-234.
- VARELA, F. J., THOMSON, E. & ROSCH, E. (1993). *Inscription corporelle de l'esprit - Sciences cognitives et expérience humaine*, Paris.
- VERHOEVEN, K. J. F., SIMONSEN, K. L. & MCINTYRE, L. M. (2005). Implementing false discovery rate control : Increasing your power. *Oikos* **108**, 643-647.
- VERMEIJ, G. J. (1993). Biogeography of recently extinct marine species : Implications for conservation. *Conservation Biology* **7**, 391-397.
- VESTAL, B. M. & STOEP, A. V. (1978). Effect of distance between feeders on aggression in captive chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Applied Animal Ethology* **4**, 253-260.
- VIGNE, J. D. (1988). *Les mammifères post-glaciaires de Corse : Etude archéozoologique*. CNRS, Paris.
- VIGNE, J. D. & DEMEAUTIS, G. (1987). Le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*). 131-137.
- VIGNE, J. D. & LANFRANCHI (DE), F. (1981). Nouvelles données sur l'origine du cerf de Corse et de Sardaigne. *Bulletin de la Société Préhistorique Française - Compte Rendu de Séance mensuelle* **78**, 105-106.
- VIGNE, J. D. & MARINVAL-VIGNE, M. C. (1988). Contribution à la connaissance du cerf de Corse (*Cervus elaphus*, Artiodactyla, Mammalia) et de son histoire. *Bulletin d'Ecologie* **19**, 177-187.

- VILLERETTE, N. (2006). Approche structuraliste de la formation de groupes chez les ruminants sauvages, Université Paul Sabatier.
- VITOUSEK, P. M., MOONEY, H. A., LUBCHENCO, J. & MELILLO, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**, 494-499.
- VIVIEN, F. D. (2000). Quel prix accorder à la biodiversité ? *La Recherche* **333**, 88-91.
- VOLF, J. (1961). International Studbook of the Przewalski's horse (ed. Prague). Zoo, Prague.
- WALLNER, B., BREM, G., MULLER, M. & ACHMANN, R. (2003). Fixed nucleotide differences on the Y chromosome indicate clear divergence between *Equus przewalskii* and *Equus caballus*. *Animal Genetics* **34**, 453-456.
- WALTHER, F. R. (1972). Social grouping in Grant's gazelle (*Gazella granti* Brooke 1827) in the Serengeti National Park. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **31**, 348-403.
- WANG, J. & RYMAN, N. (2001). Genetic Effects of Multiple Generations of Supportive Breeding. *Conservation Biology* **15**, 1619-1631.
- WATVE, M. G. & SUKUMAR, R. (1995). Parasite abundance and diversity in mammals : Correlates with host ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **92**, 8945-8949.
- WAYNE, R. K. & JENKS, S. M. (1991). Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridization of the endangered red wolf (*Canis rufus*). *Nature* **351**, 565-568.
- WECKERLY, F. W. (1999). Social bonding and aggression in female Roosevelt elk. *Canadian Journal of Zoology* **77**, 1379-1384.
- WEIR, B. S. & COCKERHAM, C. C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**, 1358-1370.
- WEMMER, C. & DERRICKSON, S. (1987). Reintroduction : The zoobiologist's dream - Prospects and problems of reintroducing captive bred wildlife  
In *Annual Conference Proceedings*, pp. 48-65. American Association of Zoological Parks and Aquaria.
- WHITEHEAD, H. (1999). Testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour* **57**, 26-29.
- WHITLOCK, M. & BARTON, N. (1997). The effective size of a subdivided population. *Genetics* **146**, 427-41.
- WIBBELS, T., ROSTAL, D. & BYLES, R. (1998). High Pivotal Temperature in the Sex Determination of the Olive Ridley Sea Turtle, *Lepidochelys olivacea*, from Playa Nancite, Costa Rica. *Copeia* **4**, 1086-1088.
- WIENS, J. A. (1983). Avian community ecology : An iconoclastic view. In *Perspectives in Ornithology* (ed. A. H. C. Brush, G. A. ), pp. 355-403. Cambridge University Press, Cambridge, U.S.A.
- WILLIAMSON, M. (1996). *Biological invasions*. Chapman & Hall, Londres.
- WILSON, E. O. (1992). *La Diversité de la Vie*. Odile Jacob, Paris.

- WILSON, E. O. (2000). L'enjeu écologique n°1 - Entretien. *La Recherche* **333**, 14-16.
- WILSON, E. O. & PETE, F. M. (1988). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C.
- WILSON, E. O. & WILLIS, E. O. (1975). Applied Biogeography. In *Ecology and evolution of communities* (ed. M. L. D. Cody, J. M.), pp. 523-534. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- WISELY, S. M., McDONALD, D. B. & BUSKIRK, S. W. (2003). Evaluation of the genetic management of the endangered black-footed ferret (*Mustela nigripes*). *Zoo Biology* **22**, 287-298.
- WITTE, F., GOLDSCHMIDT, T., GOUDSWAARD, P. C., LIGTVOET, W., VAN OIJEN, M. P. J. & WANINK, J. H. (1992). Species extinction and concomitant ecological changes in Lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology* **42**, 214-232.
- WITTE, F., GOLDSCHMIDT, T. & WANINK, J. H. (1995). Dynamics of the haplochromine cichlid fauna and other ecological changes in the Mwanza Gulf of Lake Victoria. In *The impact of species changes in african lakes* (ed. T. J. H. Pitcher, P. J. B.), pp. 83-110. Chapman & Hall, London.
- WITTEMYER, G., DOUGLAS-HAMILTON, I. & GETZ, W. M. (2005). The socioecology of elephants : analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour* **69**, 1357-1371.
- WOODBURY, M. R., BEREZOWSKI, J. & HAIGH, J. C. (2005). A retrospective study of the causes of morbidity and mortality in farmed elk (*Cervus elaphus*). *The Canadian Veterinary Journal* **46**, 1108-1121.
- WOODROFFE, R. (1999). Managing disease threats to wild mammals. *Animal Conservation* **2**, 185-193.
- WOODROFFE, R. & GINSBERG, J. R. (2000). Ranging behaviour and vulnerability to extinction in carnivores. In *Behaviour and Conservation*. (ed. L. M. S. Gosling, W. J.), pp. 125-140. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- WORSTER, D. (1977). *Les pionniers de l'écologie*, Paris.
- YAMAKOSHI, G. (1998). Dietary responses to fruit scarcity of wild chimpanzees at Bossou, Guinea : Possible implications for ecological importance of tool use. *American Journal of Physical Anthropology* **106**, 283-295.
- YAMAMOTO, J. T., SHIELDS, K. M., MILLAM, J. R., ROUDYBUSH, T. E. & GRAU, C. R. (1989). Reproductive activity of force-paired Cockatiels (*Nymphicus hollandicus*). *Auk* **106**, 86-93.
- YOCCOZ, N. G., MYSTERUD, A., LANGVATN, R. & STENSETH, N. C. (2002). Age- and density-dependant reproductive effort in male red deer. *The Royal Society - Proceedings : Biological Sciences* **269**, 1523-1528.

- ZACHOS, F., HARTL, G. B., APOLLONIO, M. & REUTERSHAN, T. (2003). On the phylogeographic origin of the Corsican red deer (*Cervus elaphus corsicanus*) : Evidence from microsatellites and mitochondrial DNA. *Mammalian Biology* **68**.
- ZAR, J. H. (1996). *Biostatistical analysis*, Upper Saddle River.
- ZECCHINI, A. (2002). Les animaux sauvages captifs peuvent-ils rester "naturels". *Courrier de l'Environnement de l'I.N.R.A* **46**.
- ZIMMERMANN, E., BEARDER, S. K., DOYLE, G. A. & ANDERSON, A. B. (1988). Variations in vocal patterns of Senegal and South African lesser bushbabies and their implications on taxonomic relationships. *Folia Primatology* **51**, 87-105.





## *11. Annexes*



## *Annexe n° 1 : Liste des espèces végétales recensées pour chaque enclos*

	Quenza	Casabianda	Ania
<i>Arbutus unedo</i>	X	X	X
<i>Asphodelus aestivus</i>	X	X	X
<i>Carline sp.</i>	X	X	X
<i>Castanea sativa</i>			X
<i>Cistus monspeliensis</i>	X	X	
<i>Cistus salviifolius</i>	X	X	X
<i>Crataegus monogyna</i>	X	X	X
<i>Daphne gnidium</i>	X	X	X
<i>Daphne laureola</i>	X		
<i>Digitalis purpurea</i>			X
<i>Dittrichia viscosa</i>		X	
<i>Erica arborea</i>	X	X	X
<i>Euphorbia sp.</i>			X
<i>Fraxinus sp.</i>	X		X
<i>Genista corsica</i>	X		
<i>Graminées</i>	X	X	X
<i>Halimium halimifolium</i>		X	
<i>Helleborus corsicanus</i>	X		X
<i>Laburnum sp.</i>		X	X
<i>Lavandula stoechas</i>		X	X
<i>Myrtus communis</i>		X	
<i>Pancreatitium illiricum</i>	X		
<i>Phillyrea angustifolia</i>		X	
<i>Pinus nigra laricio</i>	X		
<i>Pinus pinaster</i>	X	X	X
<i>Pistacia lentiscus</i>		X	
<i>Prunus spinosa</i>		X	
<i>Pteridium aquilinum</i>	X	X	X
<i>Pyrus amygdaliformis</i>		X	
<i>Quercus ilex</i>	X		X
<i>Quercus suber</i>		X	X
<i>Rubus sp.</i>	X	X	X
<i>Smilax aspera</i>			X
<i>Teucrium marum</i>			X
<i>Teucrium sp.</i>			X

## *Annexe n° 2 : Tableau comparatif de l'état des espèces végétales dans les 3 enclos*

Enclos Espèces	Quenza	Ania	Casabianda
<i>Arbutus unedo</i>	Etat critique. Très nombreux pieds morts. Ecorçage très important.	Etat correct. Rares pieds morts. Quelques traces d'écorticage.	Etat de santé bon. Ecorçage non constaté.
<i>Asphodelus aestivus</i>	Non consommé	Non consommé	Non consommé
<i>Carlina sp.</i>	Bon état. Non consommé	Bon état. Non consommé	Bon état. Non consommé
<i>Castanea sativa</i>	0	Bon état. Feuillage non consommé.	0
<i>Cistus monspeliensis</i>	Bon état. Non consommé	0	Bon état. Non consommé
<i>Cistus salviifolius</i>	Bon état. Non consommé	Bon état. Non consommé	Bon état. Non consommé
<i>Crataegus monogyna</i>	Etat critique, toujours consommée au maximum. Tiges grêles ou coussins de régénération.	Rare, et sous forme arborescente, elles sont peu consommées.	Apparaît en général sous forme de coussinets très abrutis.
<i>Daphne gnidium</i>	Bon état. Non consommé	Bon état. Non consommé	Bon état. Non consommé
<i>Daphne laureola</i>	Bon état. Non consommé	0	0
<i>Digitalis purpurea</i>	0	Bon état. Non consommé	0
<i>Dittrichia viscosa</i>	0	0	Bon état. Non consommé
<i>Erica arborea</i>	Etat critique. Pieds très maigres et régénérations très abruties en forme de coussins.	Pieds maigres en sous bois, Régénérations fréquentes et en bonne santé.	Mauvais état. Régénérations abruties.
<i>Euphorbia sp.</i>	0	Bon état. Non consommé	0
<i>Fraxinus sp.</i>	Bon état. Feuillage inaccessible pour les cerfs.	Bon état. Feuillage inaccessible pour les cerfs.	0
<i>Genista corsica</i>	Bon état. Non consommé	0	0
<i>Graminées</i>	Rares et broutées au maximum.	Rare mais sans traces visible d'abrutissement.	Rares et très abruties.
<i>Halimium halimifolium</i>	0	0	Bon état. Non consommé
<i>Helleborus corsicanus</i>	Bon état. Non consommé	Bon état. Non consommé	0

Enclos Espèces	Quenza	Ania	Casabianda
	Quenza	Ania	Casabianda
<i>Laburnum sp.</i>	0	Bon état. Non consommé	Bon état. Non consommé
<i>Lavandula stoechas</i>	0	Bon état. Non consommé	Bon état. Non consommé
<i>Myrtus communis</i>	0	0	Feuilles accessibles très consommées. Régénérations en coussins.
<i>Pancreatitium illiricum</i>	Bon état. Non consommé	0	0
<i>Phillyrea angustifolia</i>	0	0	Les feuilles accessibles sont très consommées. Régénération sous forme de coussins denses.
<i>Pinus nigra laricio</i>	Bon état. Non consommé	0	0
<i>Pinus pinaster</i>	Non consommé. Quelques pieds affaiblis ou mort suite aux frottis.	Non consommé. Quelques traces de frottis.	Non consommé. Quelques traces de frottis.
<i>Pistacia lentiscus</i>	0	0	Port souvent caractéristique d'un fort abrouissement.
<i>Prunus spinosa</i>	0	0	Les feuilles accessibles sont en partie consommées.
<i>Pteridium aquilinum</i>	Bon état. Non consommé	Bon état. Non consommé	Bon état. Non consommé
<i>Pyrus amygdaliformis</i>	0	0	Les feuilles accessibles sont en partie consommées.
<i>Quercus ilex</i>	Fréquent, les feuilles accessibles sont très consommées.	Assez rare. Pas d'impact visible du cerf.	0
<i>Quercus suber</i>	0	Rare. Bon état.	Fréquent, les feuilles accessibles sont très consommées.
<i>Rubus sp.</i>	Très rares. Elles sont fortement consommées.	Rare. Bon état.	Les jeunes pousses sont consommées.
<i>Smilax aspera</i>	0	Bon état. Apparemment non consommé	0
<i>Teucrium marum</i>	0	Bon état. Non consommé	0
<i>Teucrium sp.</i>	0	Bon état. Non consommé	0

# Annexe n° 3 : Fiche de capture

Fiche de capture : *Cerf de Corse* N°

Lieu  Date  Heure

Surnom  Age exact   
Sexe  Age évalué

Mode capture  Cardio   
Anesthésiant  Respiration   
Dose  Température   
H. injection  Antidote   
Dist. de tir  Dose   
Dist. de fuite  H. injection

H. sommeil / réveil

Bois : Velours  Durs  Tombés   
Nombre de cors : D  G   
Long. merrains : D  G   
Circo. merrains : D  G   
Envergure maximale

Lactante : Oui  Non   
Gestante : Oui  Non   
Suitée : Oui  Non

Identité du Faon :

Sang : Oui  Non  Conditionnement   
Peau : Oui  Non  Conditionnement   
Fèces : Oui  Non  Conditionnement   
Parasites : Oui  Non  Conditionnement

Identification   
Signes particuliers :

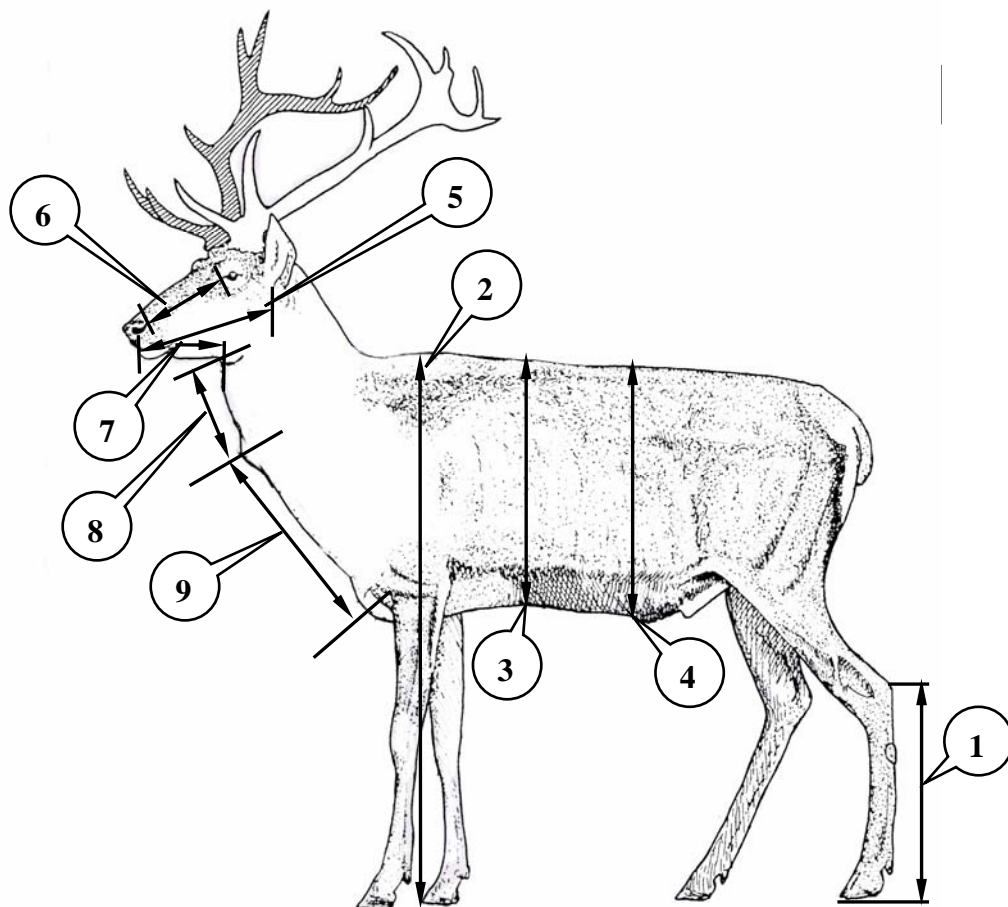
Observations diverses :  
Anomalies, blessures :  
Traitement vétérinaire :  
Mortalité cause :

Fiche de capture :

*Cerf de Corse*

N°

--



**Poids**

**Long. totale** (bout du nez / début de la queue)

**Long. pied arrière**

**Hauteur au garrot**

**Tour du thorax** (sternum)

**Tour de l'abdomen** (ombilic)

**Long. mandibule** (incisives / condyle)

**Long. museau** (commissure narines / départ œil)

**Long.** (incisives / os hyoïde)

**Long.** (os hyoïde / larynx)

**Long.** (larynx / pointe du sternum)

( 1 )

( 2 )

( 3 )

( 4 )

( 5 )

( 6 )

( 7 )

( 8 )

( 9 )


Les mesures (7, 8 et 9) sont également à relever après avoir basculé la tête de l'animal en arrière, afin que les bois et le profil de la tête soient dans le prolongement du dos.

## *Annexe n° 4 : Mesures morphométriques*

### Tables des captures – Identification et mesures morphométriques

ANIA								Longueur en cm							Devenir
Année	Age	Né en	Sexe	Collier	Boucle	N°	Poids	Tot.	Pied	Mandi.	Mus.	Incisiv - Os hyo	Os hyo - larynx	larynx - sternum	
2002	1	2001	M			20	26	110	34,9	11	9,5	19	8	31	Coccione
2002	1	2001	M			23	24	114	34,4	19	9,5	16	7	25	Coccione
2002	2	2000	F			21	36	125	35,3	21	11	19	10	25	Coccione
2002	2	2000	F	Vert / Jaune		25	37	123	35,8	21	12	20	7	30	Coccione
2002	2	2000	F	Vert / Blanc		26	34	130	37	22	11	19	7	32	Coccione
2002	Adu		M	Rouge / Vert		28	85	152	42,3	28	14,5	26	10	35	Coccione
2002	Adu		F			30	60	113	35,7	19	10	17	8	27	Coccione
2002	Adu		M	N° 148.645		53	90	175	43	30	17	26	11	40	Coccione
2002	Adu		M	Rouge / Orange		64	84	168	41,3	29	15	24	9	29	Coccione
2002	Adu		F	N° 148.115		93	70	160	40		13,5	26	10	39	Coccione
2002	Adu		M	N° 148.655		95	79	153	42,8	27	15,5	26	11	41	Coccione
2002	Adu		M	Rouge / Blanc		02 et 91	96,5	173	42	29	17	28	12	44	Ania
2002			F	N° 148.195		19	67	153	40		16	26	12	38	Coccione
2002			F	Vert / Rouge		22	52	130	39,1	25	13	24	10	35	Coccione
2002			M	Rouge / Jaune		24	66	159	40,4	26	14	24	14	35	Coccione
2002			M	Rouge / Noir		27	60	126	40,6	25	14	21	11	34	Coccione
2002			M	Rouge / Rouge		29	60	139	39,5	25	14	23	13	34	Coccione

Liste des abréviations utilisées :

Tot. = Totale

Adu = Adulte

Pied = Pied arrière

Mandi. = Mandibule

Mus. = Museau

Incisiv = Incisives

Os hyo = os hyoïde

Lorsque la case « Boucle » est vide, c'est une petite boucle blanche PNRC avec un numéro et si c'est un nom de couleur qui y est inscrit, c'est qu'il s'agit d'une grosse boucle.



QUENZA								Longueur en cm							Devenir
Année	Age	Né en	Sexe	Collier	Boucle	N°	Poids	Tot.	Pied	Mandi.	Mus.	Incisiv - Os hyo	Os hyo - larynx	larynx - sternum	
2002	1	2001	M			10	32	110	38			18	11	29	
2002	1	2001	F			15	26	107	34,4			17	9	24	
2002	2	2000	F	Blanc / Noir		3	42	134	38,3			20	12	35	
2002	2	2000	M	Vert / Rouge		7	46	134	40,5			21	12	31	
2002	2	2000	M	Vert / Blanc		11	48	132	41,7			21	13	32	
2002	2	2000	M	Vert / Jaune		14	51	138	40,5			21	11	35	
2002	2	2000	M	Vert / Bleu		16	46	130	40,5			21	6	32	
2002	3	1999	F	Orange / Blanc		9	54	145	39,7			19	17	38	
2002	Adu		F	Jaune / Blanc		4	54		38,5			23	8	37	
2002	Adu		F	Blanc / Vert		5	63		42			23	11	35	
2002	Adu		F	Orange / Rouge		6	57	150	38,5			21	12	38	
2002	Adu		F	Orange / Noir		8	56	140	39			20	14	44	
2002	Adu		F	Vert / Bleu		12	58	146	39,3			21	9	29	
2002	Adu		M	Noir / Blanc		13	81	163	43,4			21	10	31	
2002	Adu		M	Noir / Jaune		17	81	166	43,7			24	10	27	
2002	Adu		M	Noir / Rouge		18	91	160	44,4			22	12	29	
2002	Adu		M				110	170	44,5	28,5	17,5	25	13	44	
2003	1	2002	M		Blanche	01 et 01	36	118		21	10	19	8	35	
2003	1	2002	M	Jaune / Noir		57	40	121			10,5	20	8	30	
2003	1	2002	M		Rouge	01 et 02	35	112		20	11,5	18	6,5	41	
2003	1	2002	M		Jaune	01 et 02	34	114		20,5	10	17	6	36	
2003	1	2002	F		Verte	01 et 02				19,5	11				
2003	1	2002	F		Bleue	01 et 02	33	118		20	9,5	18	8	28	
2003	1	2002	F		Verte	03 et 04	30	127		19	10	17	6	27	
2003	2	2001	M	Blanc / Bleu		10	56	137		26	13	23	9	44	
2003	2	2001	F	Vert / Blanc		15	43	134		23	11	21	8	33	
2003	2	2001	F	Bleu / Bleu		31	46	121		22,5	12,5	20,5	5	38	
2003	2	2001	M	Rouge / Bleu		55	49	136		24	12	21	8	32	
2003	2	2001	M	Bleu / Jaune		56	50	130		24	12				
2003	2	2001	M	Rouge / Blanc		59	50	136		24	14	23	12	46	
2003	3	2000	F	Blanc / Noir		3	43	135		25	12				
2003	3	2000	M	Vert / Rouge		7	60	146		25,5	14,5	21	9	41	
2003	3	2000	M	Vert / Blanc		11	69	156		28	13,5	25	13	38	

QUENZA								Longueur en cm							Devenir
Année	Age	Né en	Sexe	Collier	Boucle	N°	Poids	Tot.	Pied	Mandi.	Mus.	Incisiv - Os hyo	Os hyo - larynx	larynx - sternum	
2003	3	2000	M	Vert / Bleu		16	61	156		26	12	24	13	41	
2003	4	1999	F	Orange / Blanc		9	52	142		26	14	25	11	43	
2003	Adu		F	Jaune / Blanc		4	58	140		24	11	21	7	43	
2003	Adu		F	Blanc / Vert		5	58	151		25	14	21	7	40	
2003	Adu		F	Orange / Rouge		6	60								
2003	Adu		F	Orange / Noir		8	58	150		25	12	23	8	44	
2003	Adu		F	Vert / Bleu		12	56	142		26	13				
2003	Adu		M	Noir / Jaune		17									
2003	Adu		M	Rouge / Jaune		32									
2003	Adu		M	Bleu / Blanc		33	94	160		28,5	16	25	11	42	
2003	Adu		F	Jaune / Bleu		51	58	145		25	12	24	10	38	
2003	Adu		F	Jaune / Jaune		58	60	149		26	13	24	10	47	
2004	1	2003	M		Jaune	11 et 12	40	127		22	11,5				
2004	1	2003	F		Blanche	18 et 19	31	131	37	20,5	10				
2004	1	2003	F		Rouge	18 et 20	29	129	37,5	20	10				
2004	1	2003	M		Verte	22 et 24	34	113		21	10				
2004	1	2003	M		Bleue	10 et 25	38	124		22	12				
2004	2	2002	M	Jaune / Noir		57	60	148		26	13				St Pierre
2004	2	2002	M		Blanche	01 et 01	48	136		25	13				St Pierre
2004	2	2002	M		Jaune	01 et 02	56	144		24	12,5				St Pierre
2004	2	2002	F	Blanc / Rouge	Bleue	01 et 02	48	129		24	12				
2004	2	2002	M	Noir / Noir	Rouge	01 et 02	55	147		26	14				
2004	2	2002	F	Noir / Vert	Verte	03 et 04	47	127		23	11,5				
2004	3	2001	M	Blanc / Bleu		10	63	160		28	14				St Pierre
2004	3	2001	F	Vert / Blanc		15	49	135		25	12				
2004	3	2001	F	Bleu / Bleu		31	41	134		24	12				
2004	3	2001	M	Rouge / Bleu		55	54	148		26	14				St Pierre
2004	3	2001	M	Bleu / Jaune		56	63	153		26	14				
2004	3	2001	M	Rouge / Blanc		59	61	148		26	13				St Pierre
2004	4	2000	F	Blanc / Noir		3	51	135		25	13				
2004	4	2000	M	Vert / Rouge		7	66	154		28	15				St Pierre
2004	4	2000	M	Vert / Blanc		11					15				St Pierre
2004	4	2000	M	Vert / Bleu		16	63	150		28	44	25	12	39	

QUENZA								Longueur en cm							Devenir
Année	Age	Né en	Sexe	Collier	Boucle	N°	Poids	Tot.	Pied	Mandi.	Mus.	Incisiv - Os hyo	Os hyo - larynx	larynx - sternum	
2004	Adu		F	Jaune / Blanc		4	51	137		26	12				
2004	Adu		F	Blanc / Vert		5	64	147		26	13				
2004	Adu		F	Orange / Rouge		6	53	143		27	13				
2004	Adu		F	Orange / Noir		8	53	148		26	14				
2004	Adu		F	Vert / Bleu		12	55	143		25	14				
2004	Adu		M	Noir / Blanc		13	85	164		30					St Pierre
2004	Adu		M	Noir / Jaune		17	77	164		30	15				St Pierre
2004	Adu		M	Noir / Rouge		18	83	164		31	17				
2004	Adu		M	Bleu / Blanc		33	83	160		29	15				
2004	Adu		M			47	81	168		29	16				St Pierre
2004	Adu		F	Jaune / Bleu		51	54	136		26	13				St Pierre
2004	Adu		F	Jaune / Jaune		58	57	146		26	13				
2006	1	2005	F		Blanche	25	28	115	35,0	20,0	10,0				
2006	1	2005	M		Jaune	10	21	115	33,5	20,0	8,0				
2006	1	2005	F		Bleue	24	26	127	36,2	21,0	10,0				
2006	1	2005	F		Bleue	6	27	126	35,0	21,0	10,0				
2006	1	2005	M		Verte	23	25	116	36,3	21,0	8,0				
2006	1	2005	F		Verte	21	24	120	35,0	20,0	8,0				
2006	1	2005	M		Rouge	14	24	116	35,0	20,0	9,0				
2006	1	2005	M		Blanche	10	29	116	35,5	21,0	9,0				
2006	1	2005	M		Rouge	15	23	108	33,5	21,0	8,0				
2006	1	2005	M		Bleue	21	27	122	36,0	21,0	10,0				
2006	1	2005	F		Rouge	21	26	116	35,0	22,0	9,0				
2006	2	2004	M		Bleue	13	49	146		25,0	12,0				
2006	2	2004	M		Jaune	15	58	148		26,0	13,0				
2006	2	2004	M		Rouge	19	51	139		26,0	13,0				
2006	2	2004	M		Jaune	22	57	140		26,0	12,0				
2006	2	2004	M		Blanche	24	53	138		27,0	12,0				
2006	2	2004	F		Bleue	22	44	127		24,0	11,0				
2006	2	2004	F		Rouge	16	45	132		28,0	11,0				
2006	3	2003	M	Rouge / Bleu	Jaune	11 et 12	77	155		28,0	14,0				
2006	3	2003	M	Blanc / Bleu	Bleue	25	72	152		27,0	14,0				
2006	3	2003	F	Vert / Orange	Blanche	18 et 19	56	137		25,0	11,5				

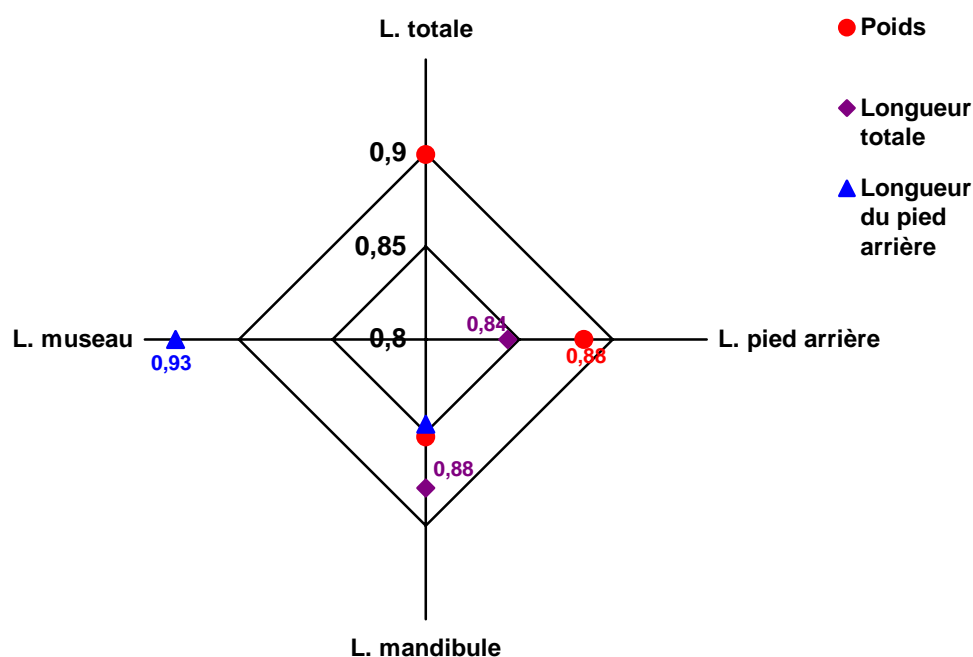
QUENZA								Longueur en cm							Devenir
Année	Age	Né en	Sexe	Collier	Boucle	N°	Poids	Tot.	Pied	Mandi.	Mus.	Incisiv - Os hyo	Os hyo - larynx	larynx - sternum	
2006	3	2003	M	Noir / Bleu	Verte	22 et 24	63	149		27,0	13,0				
2006	3	2003	F	Bleu / Blanc	Rouge	18 et 20	52	133		24,0	11,0				
2006	4	2002	F	Noir / Vert	Verte	03 et 04	58	148		25,0	15,0				
2006	4	2002	M	Noir / Noir	Rouge	01 et 02	78	166		29,0	14,0				
2006	4	2002	F	Blanc / Rouge	Bleue	01 et 02	57	135		26,0	11,0				
2006	5	2001	F	Vert / Blanc		15	59	143		26,0	11,0				
2006	5	2001	F	Bleu / Bleu		31	55	141		25,0	12,0				
2006	5	2001	M	Bleu / Rouge		56	78	151		28,0	14,0				
2006	6	2000	F	Blanc / Noir		3	58	145		27,0	13,0				
2006	Adu		F	Orange / Rouge		6	57	156		26,0	16,0				
2006	Adu		F	Vert / Bleu		12	61	149		26,0	15,5				
2006	Adu		F	Jaune / Jaune		58	60	148		27,0	12,0				
2006	Adu		F	Blanc / Vert		5	67								
2006	Adu		F	Jaune / Blanc		4	59								
2006	Adu		F	Orange / Noir		8	58								

CASABIANDA								Longueur en cm							Devenir
Année	Age	Né en	Sexe	Collier	Boucle	N°	Poids	Tot.	Pied	Mandi.	Mus.	Incisiv - Os hyo	Os hyo - larynx	larynx - sternum	
2003	1	2002	F	Blanc / Blanc		38	30	123		23	10	20	10	29	
2003	1	2002	F	Vert / Noir		40	42	140		22	10	19	12	24	
2003	1	2002	F	Noir / Bleu		62	35	123	38,2	21	10				
2003	1	2002	F	Blanc / Bleu		67	38	126		22	10	19	9	40	
2003	1	2002	F	Marron / Jaune		72	33	129	36,5	21	10	19	8	25	
2003	1	2002	M		Rouge	03 et 04	50	127		21	12	23	9	37	
2003	1	2002	M		Bleue	03 et 04	42	130		23	11	20	10	37	
2003	1	2002	M		Jaune	03 et 04	46	128		21	12	20	8	39	
2003	2	2001	F	Orange / Blanc		36	46	136		25	11	22	10	32	
2003	2	2001	F	Jaune / Noir		66	53	134		24	11,5	21	8	34	
2003	2	2001	F	Orange / Rouge		70	45	132		22	12	21	9	39	
2003	3	2000	F	Noir / Vert		73	48	131		24	12	21	7	33	
2003	4	1999	M	Rouge / Rouge		64	74	151		27	14	25	12	47	
2003	Adu		F	Rouge / Rouge		34	65	141		23	11,5	17,5	8	40	
2003	Adu		F	Blanc / Rouge		35	53	137		24	11,8	19	8	40	
2003	Adu		F	Vert / Vert		37 et 83	78	154		26	12	21	11	38	
2003	Adu		F	Bleu / Blanc		39	61	137		25	12	22	11	43	
2003	Adu		F	Jaune / Rouge		52	66	141		27	16				
2003	Adu		F	Bleu / Noir		53	56	135		22	12				
2003	Adu		F	Vert / Orange		54	59	137		23	12	20	8	36	
2003	Adu		F	Noir / Rouge		61	63	142		26	13	21	9	45	
2003	Adu		F	Rouge / Blanc		63	57	133		25	11	20	9	47	
2003	Adu		F	Jaune / Blanc		65	72	149							
2003	Adu		F	Noir / Blanc		68	61	141		25	13	22	8	39	
2003	Adu		F	Blanc / Noir		69	61	144		25	12	23	8	38	
2003	Adu		F	Bleu / Bleu		71	71	144		25	13	24	8	38	
2003	Adu		F	Bleu / Rouge		74	59	149		26	13	24	9	39	
2003	Adu		F	Rouge / Noir		23 et 24	82								
2004	1	2003	M			81	42								St Pierre
2004	1	2003	M			82	35	123	38,3	21	13				St Pierre
2004	1	2003	M			84	51	136		25	11,5				St Pierre
2004	1	2003	F			85	31	126	38	22	11				St Pierre
2004	1	2003	F			86	33	122	40	21	11				St Pierre

CASABIANDA								Longueur en cm							Devenir
Année	Age	Né en	Sexe	Collier	Boucle	N°	Poids	Tot.	Pied	Mandi.	Mus.	Incisiv - Os hyo	Os hyo - larynx	larynx - sternum	
2004	1	2003	M		Verte	11 et 12	48	132		24	11				
2004	1	2003	F		Rouge	11 et 12	30	126	38	20	10,5				
2004	1	2003	F		Jaune	19 et 20	40			23	12,5				
2004	1	2003	F		Blanche	21 et 22	31	126	38	22	11				
2004	2	2002	F	Blanc / Blanc		38	48	135		25	12				St Pierre
2004	2	2002	F	Vert / Noir		40	55	137		24	12				St Pierre
2004	2	2002	F	Noir / Bleu		62	49	132		24	15				
2004	2	2002	F	Blanc / Bleu		67	51	144		25	12				St Pierre
2004	2	2002	M	Rouge		03 et 04	63	151		27	14				St Pierre
2004	2	2002	M	Jaune		03 et 04	59	150		27	14				St Pierre
2004	2	2002	M	Rouge / Vert	Bleue	03 et 04	57	147		28	16				
2004	3	2001	F	Orange / Blanc		36	53	144		26	12				
2004	3	2001	F	Jaune / Noir		66	61	140		25	13				St Pierre
2004	3	2001	F	Orange / Rouge		70	53	141		25	13				
2004	4	2000	M	Noir / Orange		48	88	173		29	18				
2004	4	2000	M	Rouge / Noir		49	77	152	44,5	28	18	21	18	49	Ania
2004	4	2000	F	Noir / Vert		73	49	135		25	15				St Pierre
2004	4	2000	M	Noir / Vert		90	78								Ania
2004	Adu		M			31	92	159	47,5	29	19	29	11	43	
2004	Adu		F	Rouge / Rouge		34	61	146		26	12,5	17,5	8	40	
2004	Adu		F	Blanc / Rouge		35	53	148		25	15				
2004	Adu		M	Bleu / Rouge		50	81	154	42,5	29	18	24	14	44	
2004	Adu		F	Jaune / Rouge		52	63								
2004	Adu		F	Bleu / Noir		53	54	140		25	13				St Pierre
2004	Adu		F	Vert / Orange		54	56	138		25	12,5				
2004	Adu		F	Noir / Rouge		61	58	148		27	13				
2004	Adu		F	Rouge / Blanc		63	58	145		25	12,5				St Pierre
2004	Adu		F	Jaune / Blanc		65	62	146		26	15				
2004	Adu		F	Noir / Blanc		68	56	141		25	13				
2004	Adu		F	Bleu / Rouge		74	58	147		27	15				St Pierre
2004	Adu		M	Rouge / Bleu		131	88								
2004	Adu		F	Rouge / Noir		23 et 24	77								
2004	Adu		F	Vert / Vert		37 et 83	71								

CASABIANDA								Longueur en cm						Devenir
Année	Age	Né en	Sexe	Collier	Boucle	N°	Poids	Tot.	Pied	Mandi.	Mus.	Incisiv - Os hyo	Os hyo - larynx	
2006	1	2005	F	Blanche		11	35	122		22	10,0			
2006	1	2005	F	Rouge		13	39	123		22	10,0			
2006	1	2005	M	Blanche		2	42	126		23	10,0			
2006	1	2005	F	Verte		10	40	124		24	10,0			
2006	1	2005	M	Rouge		5	42	123		22	11,0			
2006	1	2005	F	Verte		9	33	127		22	11,0			
2006	1	2005	M	Bleue		11	44	123		23	11,0			
2006	1	2005	F	Verte		8	37	123		23	11,0			
2006	1	2005	M	Blanche		3	40	120		22	10,0			
2006	1	2005	M	Jaune		18	42	125		23	11,0			
2006	2	2004	F	Jaune		16	58	138		25	12,0			
2006	2	2004	F	Jaune		17	48	137		25	12,0			
2006	2	2004	F	Rouge		23	44	130		24	11,0			
2006	2	2004	F	Bleue		12	58	149		25	12,0			
2006	2	2004	F	Jaune		8	55	133		24	12,0			
2006	2	2004	M	Jaune		9	80	153		28	13,0			
2006	2	2004	M	Rouge		17	69	147		28	14,0			
2006	2	2004	M	Rouge		22	72	158		29	14,0			
2006	2	2004	M	Bleue		9	77	153		28	14,0			
2006	3	2003	F	Rouge / Rouge	Rouge	11 et 12	62	142		26	13,0			
2006	3	2003	F	Vert / Noir	Blanche	17	65	144		26	12,0			
2006	3	2003	F	Blanc / Noir	Blanche	21 et 22	58	143		27	12,0			
2006	4	2002	F	Noir / Bleu		62	55	142		26	12,0			
2006	5	2001	F	Orange / Blanc		36	58	142		26	12,0			
2006	Adu		F	Rouge / Noir		23 et 24	83							
2006	Adu		F	Vert / Vert		37 et 83	74							
2006	Adu		F	Bleu / Blanc		39	71	147		27	14,0			
2006	Adu		F	Blanc / Rouge		35	55	140		27	12,0			
2006	Adu		F	Jaune / Rouge		52	70	149		27	13,0			

## *Annexe n° 5 : Corrélations entre mesures morphométriques*



**Figure 108 :** Présentation des degrés de corrélation (par paires) supérieurs à 0,8 obtenus entre différentes caractéristiques morphométriques et calculés sur la totalité des individus des 3 enclos présentant ces 4 mesures.

**Tableau XXX :** Table des valeurs obtenues pour les différents coefficients de corrélation calculés

	Poids	L. totale	L. pied arrière	L. mandibule	L. museau	L. incisives-os hyoïde	L. os hyoïde-larynx
L. totale	0,90						
L. pied arrière	0,88	0,84					
L. mandibule	0,85	0,88	0,85				
L. museau	0,58	0,59	<b>0,93</b>	0,58			
L. incisives-os hyoïde	0,73	0,76	0,74	0,77	0,51		
L. os hyoïde-larynx	0,44	0,48	0,49	0,58	0,43	0,40	
L. larynx-sternum	0,47	0,42	0,59	0,56	0,32	0,46	0,28

Sur toutes les mesures effectuées la plus forte des corrélations ( $R = 0,93$ ) calculée l'a été entre la longueur du pied arrière et la longueur du museau (2 mesures osseuses caractéristiques de la croissance).



**Annexe n° 6 : Tableau récapitulatif des parasites retrouvés dans les fèces de cerfs des enclos de Quenza et de Casabianda**

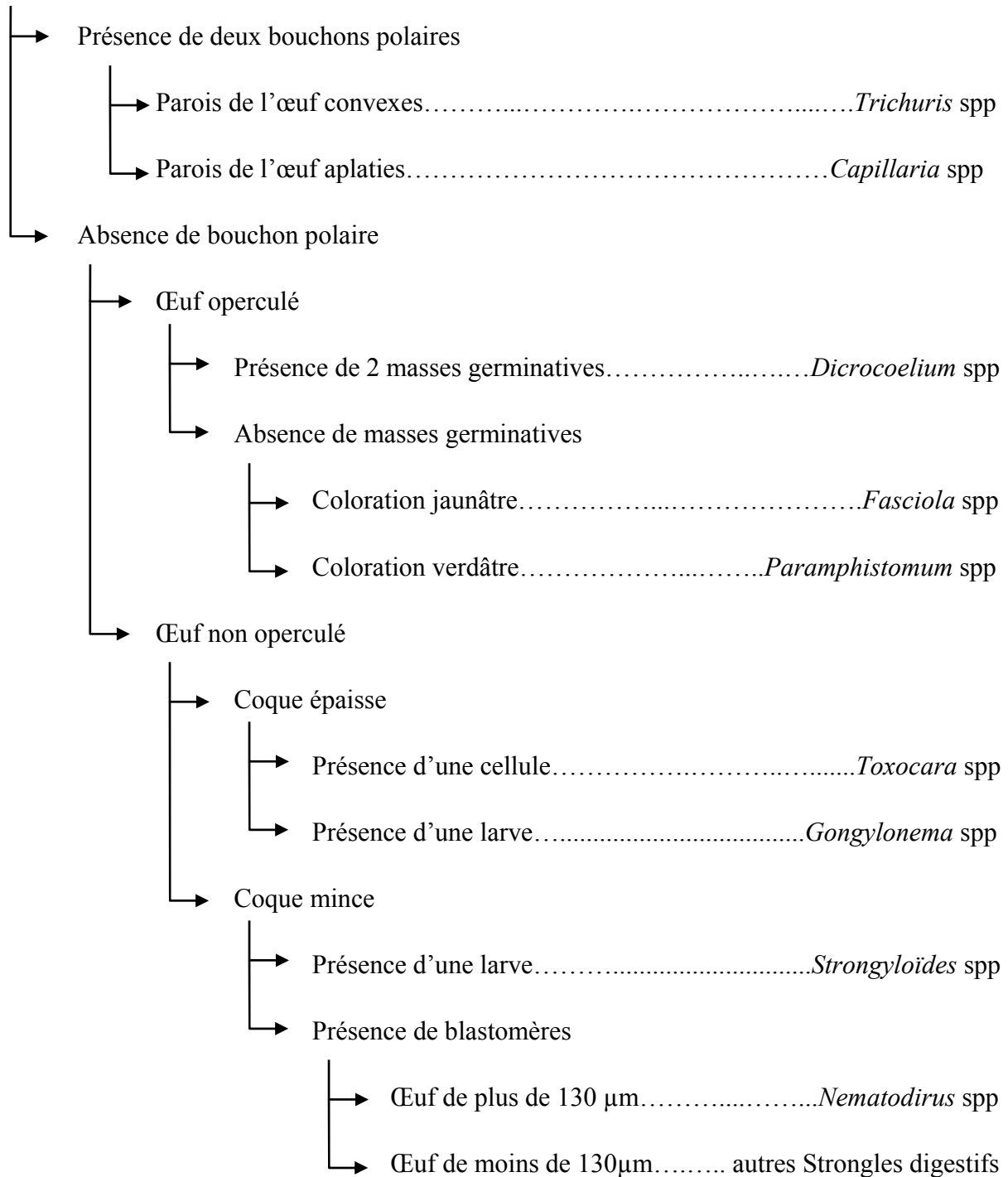
Période	Enclos	Nombre d'échantillons testés	Nbre Parasites par lame	Parasites	Individu
12/02/02	Quenza	13	---		
13/02/02	Ania	15	---		
11 / 02 / 2003	Quenza	2 lots de 10	---	---	
24 / 03 / 2003		1 lot de 10	---	---	
14 / 03 / 2003	Casabianda	1 lot de 10	---	---	
27 / 03 / 2003		1 lot de 10	1 larve	Strongle pulmonaire	
Fin Avril 2003	Quenza	1	---	---	
		1 lot de 6	2 œufs	<i>Capillaria</i>	
			3 larves	Strongle pulmonaire	
02 / 05 / 2003	Quenza	1 lot de 3	---		
02 / 05 / 2003	Casabianda	1 lot de 3	1 œuf	Strongle digestif <i>Trichostrongylus</i>	
			3 larves	Larves de Protostrongles	
15 / 03 / 2004	Casabianda	1	---	---	CF27
		1	---	---	C039
		1	---	---	C050
		1	3	(Eufs de Strongle digestif (C086))	C086
		1	1	<i>Capillaria</i>	C085
		1	1	(Euf de <i>Strongyloides</i> (cf C082))	C082
18 / 03 / 2004	Quenza	1	---	---	QF09
		1	---	---	QF14
		1	---	---	QM22
		1	---	---	QM16
		1	1	---	QM23
		1	2	Larves de Protostrongles	QM17
25 / 06 / 2004	Quenza	7	---	---	
		1	1	(Euf de Strongle digestif)	
		1	2	<i>Capillaria</i>	
27 / 06 / 2004	Casabianda	4	---	---	
		2	< 10	Larves de Protostrongles	
27 / 09 / 2004	Quenza	4	---	---	
		1	3	Larves de Protostrongles	
		1	1	<i>Capillaria</i>	
27 / 09 / 2004	Casabianda	6	---	---	
11 / 01 / 2005	Quenza	7	---	---	
		1	3	(Euf de Strongle digestif)	
12 / 01 / 2005	Casabianda	8	---	---	
22 / 03 / 2005	Quenza	7	---	---	
24 / 03 / 2005	Casabianda	7	---	---	

## *Annexe n° 7 : Arbre de diagnose des œufs d'Helminthes utilisé pour les bovins, ovins et caprins*

(Éléments parasites de grande taille (>30µm))

Œuf anguleux.....*Moniezia* spp

Œuf ellipsoïde

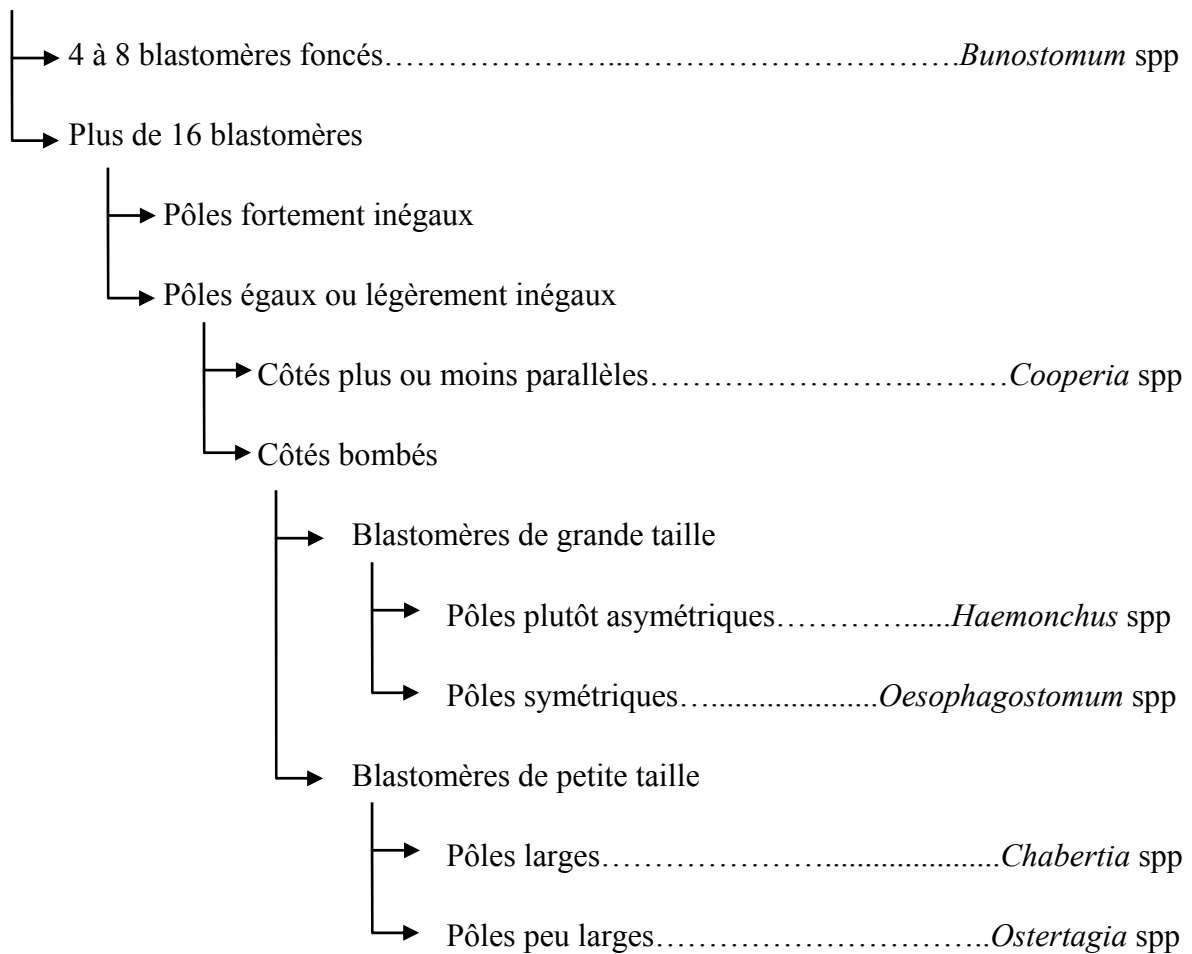


## *Annexe n° 8 : Arbre de diagnose des œufs de strongles digestifs utilisé pour les bovins, ovins et caprins*

(Œuf ellipsoïde, sans bouchon polaire, non operculé, coque mince)

Œuf de plus de 130 µm.....*Nematodirus* spp

Œuf de moins de 130µm = autres Strongles digestifs



# *Annexe n° 9 : Inventaires faunistiques des helminthes parasites retrouvés chez les Cervidés*

(H. FERTÉ, communication de travaux personnels)

Espèces parasites	organe	Hôtes		
		<i>Capreolus capreolus</i>	<i>Cervus elaphus</i>	<i>Dama dama</i>
<b>CESTODES</b>				
<i>Moniezia</i> sp	Intestin grêle	X	X	
<b>TREMATODES</b>				
<i>Fasciola hepatica</i>	Foie	X	X	X
<i>Dicrocoelium dendriticum</i>	Foie	X		
<i>Paramphistomum</i> sp.	Rumen	X	X	
<b>NEMATODES</b>				
<i>Ashwortius sidemi</i>	Caillette	X	X	
<i>Haemonchus contortus</i>	Caillette	X		
<i>Spiculopteragia spiculoptera</i>	Caillette	X	X	
<i>Spiculopteragia asymmetrica</i>	Caillette			X
<i>Ostertagia leptospicularis</i>	Caillette	X	X	X
<i>Trichostrongylus axei</i>	Caillette	X	X	X
<i>Trichostrongylus capricola</i>	Intestin grêle	X		
<i>Nematodirus europaeus</i>	Intestin grêle	X	X	
<i>Nematodirus roscidus</i>	Intestin grêle		X	X
<i>Cooperia punctata</i>	Intestin grêle	X		
<i>Cooperia pectinata</i>	Intestin grêle		X	X
<i>Cooperia oncophora</i>	Intestin grêle	X		
<i>Bunostomum trigonocephalum</i>	Intestin grêle	X		
<i>Capillaria bovis</i>	Intestin grêle	X	X	X
<i>Oesophagostomum</i> type ' <i>radiatum</i> '	Caecum	X		X
<i>Oesophagostomum venulosum</i>	Caecum	X	X	X
<i>Trichuris</i> spp	Caecum	X	X	X
<i>Chabertia ovina</i>	Colon	X		
<i>Dictyocaulus eckerti</i> ( <i>D. noerneri</i> )	Poumons	X	X	
<i>Varestrongylus capreoli</i>	Poumons	X		
<i>Varestrongylus sagittatus</i>	Poumons		X	

# *Annexe n° 10 : Protocole des observations selon la méthode du « all occurrence sampling »*

## **Variables indépendantes qualifiant chaque observation**

**Date** = jour / mois / année

**Climat** = Beau temps, Beau et nuageux, Pluvieux, Vent, Déluge, Frais, Bruine, Mitigé

**Etat de faim des animaux** = Nourrit hier, Ajeun d'hier, Je ne sais pas, Nourrit hier+ accès aux prairies, Ajeun d'hier + accès aux prairies, Je ne sais pas + accès prairie

## **Subject Name Description**

Individus de la population

Missing subject	M Bleu - Blanc	M Noir - Rouge	JM Vert - Bleu
JM Rouge - Blanc	JM Noir - Noir	F Jaune - Jaune	F Jaune - Blanc
F Orange - Rouge	F Orange - Noir	F Blanc - Vert	F Blanc - Noir
F Vert - Bleu	JF Vert - Blanc	JF Bleu - Bleu	JF Noir - Vert
JF Blanc - Rouge	Boucle Jaune	Boucle Bleu	Boucle Vert
Boucle Blanc	Boucle Rouge	Faon	Mâle
Femel	Inconnu	Hpfaon	

Catégories d'individus

Pres Mâle = Nombre de grands mâles présents

Pres Femelle = Nombre de femelles présents

Pres JM = Nombre de jeunes mâles présents

Pres JF = Nombre de jeunes femelles présents

Pres VFM = Nombre de vieux faons mâles

Pres VFF = Nombre de vieux faons femelles

Pres Faons = Nombre de faons présents

Pres Animx = Nombre d'animaux présents

Etat de stress

Atmosphere = Etat général des animaux (tranquille ou perturbé)

## **Behaviors**

### **Comportements non-interactifs :**

**Présence (item quantifié en durée) :**

**DLP** = l'animal est présent à la place d'alimentation

**HP** = l'animal est visible en limite de maquis et en dehors de la place d'alimentation

**Arrive** = l'animal rentre dans la place d'alimentation

**QP** = l'animal quitte la place d'alimentation

**Revient** = l'animal revient dans la place d'alimentation après l'avoir quitté auparavant

**Pas la** = l'animal n'a pas encore été vu dans ou autour de la place d'alimentation

**Couché** = l'animal est couché dans la place d'alimentation

**Reparti** = l'animal quitte la place d'alimentation et disparaît dans le maquis

**Effectif** = Quantifie le nombre d'animaux dans la place d'alimentation par catégorie

**Fin** = Fin de l'observation

***Alimentation (item quantifié en durée) :***

**Mange** = l'animal est en train de s'alimenter à une mangeoire dans la place

**Ratelier** = l'animal est en train de s'alimenter au râtelier à fourrage en dehors de la place d'alimentation

***Atmosphère (item quantifié en durée) :***

**Tranquille** = Animaux ne semblant pas dérangés

**Perturbé** = Facteur extérieur pouvant perturber le comportement des animaux (présence de chiens et/ou de chasseurs, passage de promeneurs...)

***Comportements autocentrés (item quantifié en effectif) :***

**Gratte** = gratte la mangeoire avec une patte antérieure

**Frotte** = frotte les bois sur des jeunes pousses ou sur un buisson

**Ecorce** = frotte les bois contre l'écorce d'un arbre (contre le tronc d'un pin)

**Se gratte** = se gratte avec sa patte ou ses bois

**Boit** = boit à la mare la plus proche

**Souille** = se souille au point d'eau

**Pierasel** = lèche la pierre à sel

***Comportements interactifs agonistiques (item quantifié en effectif)***

**Menacou** = menace tête haute, cou tendu en avançant vers l'autre et parfois en levant une patte antérieure

**Menabois** = menace d'un mâle qui hoche la tête de haut en bas

**Pousse** = pousse un autre animal avec sa tête

**MF** = fait fuir un autre animal en s'approchant de lui

**Charge** = charge d'intimidation sur quelques pas

**Poursuit** = poursuit en courant un individu mais reste dans la place

**Chasse** = poursuit en courant un individu jusque dans le maquis

**P Brame** = poursuit un individu en bramant

**Combat** = combat entre deux individus

**Coupbois** = donne un coup de bois à un individu

**Mord** = mord ou tente de mordre un autre individu

**Tape** = coup de patte sur ou en direction d'un autre individu

**Tamo** = tape et mord en même temps un autre individu

**Boxe** = tape un individu en se mettant debout sur ses pattes arrières

**Tej** = interaction agonistique non précisément identifiée d'un individu sur un autre

**Joute** = Joute entre 2 individus (jeux de combat)

**Grimace** = menace par grimace (œil en coin, tête penchée sur le côté et lèvres retroussées)

**Paralel** = menace entre 2 mâles qui marchent en parallèle (tête haute ou penchée sur le côté)

**Comportements émis en réponse à un acte interactif ou à l'approche d'un individu (item quantifié en effectif) :**

***Réponses d'un individu qui vient de recevoir un acte interactif :***

**Koude** = s'éloigne de plusieurs mètres et reste dans la place d'alimentation

**S'écarte** = s'éloigne très peu de l'émetteur

**S'ésquive** = mouvement d'évitement (généralement de tête) vis à vis de l'émetteur quasiment sans déplacement

**Fait face** = fait face à l'émetteur en dressant la tête, les oreilles hautes

**Rien** = pas de réaction à un acte émis

**Retour** = une femelle revient après un herding d'un mâle

**Va et vient** = s'éloigne, quitte la place d'alimentation et y revient

**Fuit** = s'éloigne de l'émetteur et quitte la place d'alimentation

**Disparaît** = s'éloigne de l'émetteur alors qu'il était en dehors de la place d'alimentation

**Repond** = vocalise à la suite d'une vocalisation d'un faon ou d'une femelle

**Rapproche** = un faon ou une femelle se rapproche d'un individu qui vient de vocaliser

**Leve la Race** = lève la tête suite à une vocalisation d'un faon ou d'une femelle

**Flaire** = flaire l'individu qui vient d'émettre un acte interactif

**Frottage** = se frotte à un individu en réponse à un acte interactif

**Lechage** = lèche un individu en réponse à un acte interactif

**Jouer** = « joue » avec un individu en réponse à un acte interactif

**Menacou** = menace tête haute, cou tendu en avançant vers l'autre et parfois en levant une patte antérieure

**Menaboïs** = menace d'un mâle qui hoche la tête de haut en bas

**Charge** = charge d'intimidation sur quelques pas

**Poursuit** = poursuit en courant l'émetteur qui s'éloigne en restant dans la place d'alimentation

**Chasse** = poursuit en courant l'émetteur jusque dans le maquis

**P Brame** = poursuit l'émetteur en bramant

**Joute** = rentre dans un jeu de joute avec l'émetteur

**Combat** = s'engage dans un combat avec l'émetteur

**Coupboïs** = donne un coup de bois à l'émetteur

**Mord** = mord ou tente de mordre l'émetteur

**Tape** = coup de patte sur ou en direction de l'émetteur

**Tamo** = tape et mord en même temps l'émetteur

**Boxe** = se met debout sur ses pattes postérieures et tape l'émetteur avec ses antérieurs

**Tej** = répond par un acte agonistique non précisément identifié

**Grognage** = s'éloigne de l'émetteur en grognant

**Grimacage** = répond à l'émetteur par une menace en « grimaçant »

**Paralage** = s'engage dans une marche parallèle avec l'émetteur

***Réponses à l'approche ou à l'arrivée d'un individu à une mangeoire :***

**LP** = laisse la place et change de mangeoire

**Seloi** = s'écarte de la mangeoire puis y revient

**Eski** = esquive d'un mouvement de tête (sans bouger les pattes) et reste

**Grogne** = grogne et quitte la mangeoire occupée

**Reste** = continue de s'alimenter à la mangeoire occupée

**Réponses d'un individu à un acte interactif dirigé sur un autre individu proche :**

**Koude** = s'éloigne de plusieurs mètres et change de mangeoire

**S'éloigne** = s'éloigne un peu de l'émetteur et revient à la même mangeoire

**Esquive** = esquive l'interaction (généralement d'un mouvement de tête) en restant quasi sur place

**Fait face a** = fait face à l'émetteur en dressant la tête, les oreilles hautes

**Impassible** = ne réagit pas à l'interaction et continue ce qu'il était en train de faire

**Retour a** = retour d'une femelle sur un herding

**Va / vient** = s'éloigne, quitte la place d'alimentation et y revient

**Fuite** = s'éloigne de l'émetteur en quittant la place d'alimentation

**Disparition** = s'éloigne de l'émetteur alors qu'il était en dehors de la place d'alimentation

**Grognement** = s'éloigne de quelques mètres de l'émetteur en grognant

**Comportements sexuels (item quantifié en effectif) :**

**Flaire** = flaire la partie ano-génitale d'un autre individu

**Flairecou** = flaire un autre individu au cou ou à la tête

**F Trotte** = un mâle flaire et/puis trotte derrière une femelle

**Brame** = un mâle brame sans comportement spécifique antérieur

**F Brame** = un mâle flaire une femelle et brame juste après

**FTB** = un mâle flaire et/puis trotte derrière une femelle, s'arrête et brame

**TS** = un mâle fait une monte et tente une saillie sur une femelle qui finit par se dérober

**TS Brame** = un mâle tente une saillie sur une femelle et brame juste après

**Saillie** = un mâle réussit une saillie sur une femelle

**SB** = un mâle réussit une saillie sur une femelle et brame juste après

**Herd** = un mâle se dirige vers une ou plusieurs femelles et la ou (les) contourne et tente de la (les) ramener (ou rabattre) vers un espace donné

**H Brame** = un mâle rabat une ou plusieurs femelles et brame en même temps ou juste après

**Herdbois** = un mâle rabat une ou plusieurs femelles en s'opposant à la direction prise par la ou les femelles et en la (les) menaçant par un hochement de tête de haut en bas

**Hboisbra** = un mâle rabat une ou plusieurs femelles en s'opposant à la direction prise par la ou les femelles et en la (les) menaçant par un hochement de tête de haut en bas et brame juste après

**FF Flehmen** = un mâle flaire une femelle, relève sa tête et retrousse sa lèvre supérieure en humant l'air

**Flairesol** = un individu flaire le sol à un endroit particulier (souvent un mâle flaire l'urine d'une femelle)

**Sol Flehmen** = un mâle flaire le sol (urine) puis relève sa tête et retrousse sa lèvre supérieure en humant l'air

**Leche** = un mâle lèche la partie ano-génitale d'une femelle ou une femelle lèche le cou d'un mâle

**Comportements sociaux non agonistiques (item quantifié en effectif) :**

**Leche** = une femelle lèche son faon

**Appelle** = faon ou femelle vocalisant



**Revoc** = faon ou femelle vocalisant juste après la vocalise d'une femelle ou d'un faon  
**Levetete** = une femelle lève la tête juste après la vocalise d'un faon  
**Se rapproche** = un faon ou une femelle se rapproche d'un individu qui vient de vocaliser  
**Tete** = un faon tête sa mère  
**Se frotte** = un individu se frotte à un autre  
**Joue** = un individu joue avec un autre individu (sauts, courses poursuites, etc...)

# *Annexe n° 11 : Protocole des observations selon la méthode du « scann sampling »*

## **Variables indépendantes qualifiant chaque observation**

**Date** = jour / mois / année

**Climat** = Beau temps, Beau et nuageux, Pluvieux, Vent, Déluge, Frais, Bruine, Mitigé

**Etat de faim des animaux** = Nourrit hier, Ajeun d'hier, Je ne sais pas, Nourrit hier+ accès aux prairies, Ajeun d'hier + accès aux prairies, Je ne sais pas + accès prairie

## **Subject Name Description**

### Individus de la population

Missing subject	M Bleu - Blanc	M Noir - Rouge	JM Vert - Bleu
JM Rouge - Blanc	JM Noir - Noir	F Jaune - Jaune	F Jaune - Blanc
F Orange - Rouge	F Orange - Noir	F Blanc – Vert	F Blanc - Noir
F Vert – Bleu	JF Vert - Blanc	JF Bleu – Bleu	JF Noir - Vert
JF Blanc - Rouge	Boucle Jaune	Boucle Bleu	Boucle Vert
Boucle Blanc	Boucle Rouge	Faon 01	Faon 02
Faon 03	Faon 04	Faon 05	Faon 06
Faon 07			

### Catégories d'individus

Pres Mâle = Nombre de grands mâles présents

Pres Femelle = Nombre de femelles présents

Pres JM = Nombre de jeunes mâles présents

Pres JF = Nombre de jeunes femelles présents

Pres VFM = Nombre de vieux faons mâles

Pres VFF = Nombre de vieux faons femelles

Pres Faons = Nombre de faons présents

Pres Animx = Nombre d'animaux présents

### Etat de stress

Atmosphere = Etat général des animaux (tranquille ou perturbé)

## **Behaviors**

Mange = Individu s'alimente

Tete = Haute Individu à la mangeoire tête haute

S'auto = Comportement auto centré (se gratte, se lèche....)

Emet = Emet un acte vers un autre individu à la mangeoire

Recoit = Reçoit un acte d'un individu

Colat = Réagit à une interaction indirecte  
 Immo = Individu immobile dans une zone  
 Marche = Individu se déplaçant dans une zone  
 Vient = Individu arrive à la mangeoire  
 Part = Individu part de la mangeoire  
 Couche = Couché dans une zone  
 Broute = Broute  
 Appel = Individu (mère ou faon) appelle  
 Allaité = Femelle allaite son faon  
 Tetesamer = Faon tête sa mère  
 Joue = Individu joue  
 Pierasel = Lèche la Pierre à sel  
 Boit = Individu s'abreuve  
 Souille = Individu se souille  
 Arrive = Individu arrivant dans la place  
 QP = Individu quitte la Place  
 HP = Individu stagnant en dehors de la place  
 Revient = Animal déjà vu revient  
 Pas la = Individu non visible  
 Reparti = Individu absent après avoir été vu  
 Effectif = Nombre d'animaux par catégorie  
 Atmos = Atmosphère  
 Nolose = Individu présent et loupé à l'obs

#### Descriptif d'accompagnement social

Seul = Seul à la mangeoire  
 Groupé = N'étant pas seul à la mangeoire

#### Situation géographique

A 01	A 02	A 03	A 04
A 05	A 06	B 01	B 02
B 03	B 04	B 05	B 06
C 01	C 02	C 03	C 04
C 05	C 06	Pres A 01	Pres A 02
Pres A 03	Pres A 04	Pres A 05	Pres A 06
Pres B 01	Pres B 02	Pres B 03	Pres B 04
Pres B 05	Pres B 06	Pres C 01	Pres C 02
Pres C 03	Pres C 04	Pres C 05	Pres C 06
Point d'O	Gauche	Droite	Devant
Derriere			

## *Annexe n° 12 : Répertoire comportemental relevé chez le cerf de Corse*

### *Comportements interactifs agonistiques communs aux deux sexes :*

**Menacou** = menace tête haute, cou tendu en avançant vers l'autre et parfois en levant une patte antérieure

**Pousse** = pousse un autre animal avec sa tête ou avec le poitrail

**Poursuit** = poursuit en courant un autre individu

**Mord** = mord ou tente de mordre un autre individu

**Tape** = coup de patte sur ou en direction d'un autre individu

**Boxe** = tape un individu en se mettant debout sur ses pattes arrières

### *Comportements interactifs agonistiques spécifiques aux mâles :*

**Joute** = Simulacre de combat

**Menaboïs** = menace d'un mâle qui hoche la tête de haut en bas

**Coupboïs** = donne un coup de bois à un individu

**Grimace** = menace par une « grimace » (œil en coin, tête penchée sur le côté, lèvres retroussées et bougeant latéralement ses mâchoires de gauche à droite)

**Paralel** = menace entre 2 mâles qui marchent en parallèle (tête haute ou penchée sur le côté)

**MF** = fait fuir un autre animal en s'approchant de lui

**Charge** = charge d'intimidation sur quelques pas

**P Brame** = poursuit un individu en bramant (aboiement de charge)

**Combat** = combat entre deux individus qui commence généralement par l'entrelacement des bois, chaque individu poussant l'autre

**Grogne** = un individu émet un grognement sourd suite à une menace d'un autre. Ce grognement est généralement accompagné d'un mouvement de fuite

### *Comportements sexuels :*

**Flaire** = flaire la partie ano-génitale d'un autre individu

**Flairecou** = flaire un autre individu au cou ou à la tête

**F Trotte** = un mâle flaire et trotte derrière une femelle le cou tendu à l'horizontal en sortant et rentrant successivement la langue plusieurs fois

**Brame** = un mâle émet des vocalisations pendant le rut (3 types cf chapitre 3.II.3.)

**Tente Saillie** = un mâle fait une monte (première étape de la saillie) sur une femelle qui soit prend la posture « dos rond » et permet la saillie ou soit se dérobe.

**Saillie** = un mâle monte et saillie une femelle et s'en dégage généralement par un violent coup de rein après qu'elle ait prise un position particulière acceptant qu'il pose son poitrail sur sa croupe en faisant le dos rond et fléchissant un peu les pattes postérieures

**Herding** = un mâle se dirige vers une ou plusieurs femelles et la ou (les) contourne et tente de la (les) ramener (ou rabattre) vers un espace donné avec une démarche saccadée particulière

caractérisée par des mouvements amples des antérieurs et un port de tête horizontal (parfois tournée vers les femelles ou dans la direction opposée).

**Herdbois** = un mâle rabat une ou plusieurs femelles en s'opposant à la direction prise par la ou les femelles et en la (les) menaçant par un hochement de tête de haut en bas

**Flehmen** = un mâle flaire une femelle ou l'urine de celle-ci, puis relève sa tête et retrousse sa lèvre supérieure en humant l'air

**Leche** = un mâle lèche la partie ano-génitale d'une femelle (souvent avant une saillie) ou c'est parfois une femelle en œstrus qui lèche le cou d'un mâle et lui grimpe dessus.

**Dérobe** = en période de rut une femelle en œstrus commence par se dérober au mâle en tournant en rond la tête basse

#### *Comportements sociaux non agonistiques :*

**Leche** = ce sont généralement les femelles qui lèchent leur faon (sur de nombreuses parties du corps et en particulier la zone ano-génitale lorsqu'elles sont en train de l'allaiter)

**Appelle** = faon ou femelle émet une vocalisation

**Tete** = un faon tête sa mère

**Se frotte** = un individu se frotte à un autre

#### *Comportements autocentrés :*

**Gratte** = gratte la mangeoire ou la terre avec une patte antérieure

**Frotte** = frotte ses bois sur la végétation ou sur un buisson soit en période de fraye, soit en période de rut où il les frotte également, dans un mouvement latéral, sur le sol

**Urine** = pendant le rut le cerf s'arrose parfois lui-même le ventre et la bouche d'une mélange d'urine et de sperme

**Ecorce** = frotte activement les bois et notamment la pointe de ses andouillers de massacre contre l'écorce d'un arbre (souvent contre le tronc d'un pin), mettant ainsi le tronc à nu par endroit

**Se gratte** = se gratte sur les flancs avec sa patte ou ses bois (pour les mâles)

**Souille** = se souille en se roulant sur le dos au point d'eau

## *Annexe n° 13 : Résultats significatifs des tests statistiques appliqués à l'étude des comportements agonistiques, reproducteurs et alimentaires*

### ✓ *Volume globale des interactions*

Test des effets année et enclos au moyen d'un modèle linéaire généralisé (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : log).

- Facteur année :  $F_{1,355} = 820,02$  ;  $P < 2,2 \times 10^{-16}$
- Facteur enclos :  $F_{1,354} = 110,71$  ;  $P < 2,2 \times 10^{-16}$
- Interaction année\*enclos :  $F_{1,353} = 20,19$  ;  $P = 7,02 \times 10^{-6}$

### ✓ *Taux d'émission des actes agonistiques*

Test des effets catégorie, année, enclos et période au moyen d'un modèle linéaire mixte généralisé (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : log) dans lequel l'individu est pris comme facteur aléatoire. Le modèle de départ est systématiquement le modèle complet pour les effets fixes.

- Interaction quadruple catégorie\*enclos\*année\*période :  $F_{4,6949} = 2,44$  ;  $P = 0,045$

Test des effets année, enclos et période pour chaque catégorie d'individus :

#### • **Bichettes F1**

- Facteur année :  $F_{1,8} = 32,75$  ;  $P = 0,0004$
- Facteur enclos :  $F_{1,8} = 13,84$  ;  $P = 0,0059$
- Interaction année\*enclos :  $F_{1,8} = 13,84$  ;  $P = 0,0059$

#### • **Femelles adultes FA**

- Facteur année :  $F_{1,3622} = 78,63$  ;  $P < 0,001$
- Facteur période :  $F_{1,3622} = 108,29$  ;  $P < 0,001$
- Interaction année\*période :  $F_{1,3622} = 91,24$  ;  $P < 0,001$

#### • **Daguets M1**

- Facteur période :  $F_{1,781} = 7,12$  ;  $P = 0,0078$

#### • **Mâles sub-adultes MS**

- Facteur année :  $F_{1,926} = 25,59$  ;  $P < 0,001$
- Facteur période :  $F_{1,926} = 5,23$  ;  $P = 0,0224$
- Interaction année\*période :  $F_{1,926} = 5,24$  ;  $P = 0,0222$

- **Mâles adultes MA**

- Interaction année\*période\*enclos :  $F_{1,767} = 7,90$  ;  $P = 0,0051$

**MA en période hors rut**

- Facteur année :  $F_{1,416} = 3,16$  ;  $P = 0,0762$

**MA en période de rut**

- Facteur année :  $F_{1,342} = 56,35$  ;  $P < 0,001$
- Facteur enclos :  $F_{1,10} = 26,20$  ;  $P = 5^{e-04}$
- Interaction année\*enclos :  $F_{1,342} = 26,20$  ;  $P < 0,001$

✓ **Taux de réception des actes agonistiques**

Test des effets catégorie, année, enclos et période au moyen d'un modèle linéaire mixte généralisé (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : log) dans lequel l'individu est pris comme facteur aléatoire. Le modèle de départ est systématiquement le modèle complet pour les effets fixes.

- Interaction quadruple catégorie\*enclos\*année\*période :  $F_{4,6949} = 5,47$  ;  $P = 0,0002$

Test des effets année, enclos et période pour chaque catégorie d'individus :

- **Bichettes F1**

- Interaction année\*enclos :  $F_{1,7} = 20,94$  ;  $P = 0,0026$
- Interaction période\*enclos :  $F_{1,802} = 10,83$  ;  $P = 0,0010$

**F1 en période hors rut**

- Facteur année :  $F_{1,7} = 39,61$  ;  $P = 0,0004$
- Facteur enclos :  $F_{1,7} = 18,92$  ;  $P = 0,0034$
- Interaction année\*enclos :  $F_{1,7} = 18,92$  ;  $P = 0,0034$

**F1 en période de rut**

- Facteur année :  $F_{1,7} = 28,44$  ;  $P = 0,0011$
- Facteur enclos :  $F_{1,7} = 6,30$  ;  $P = 0,0404$
- Interaction année\*enclos :  $F_{1,7} = 6,30$  ;  $P = 0,0404$

- **Femelles adultes FA**

- Interaction année\*période :  $F_{1,3621} = 4,92$  ;  $P = 0,0265$
- Interaction période\*enclos :  $F_{1,3621} = 5,77$  ;  $P = 0,0163$

**FA en période hors rut**

- Facteur année :  $F_{1,1461} = 8,36$  ;  $P = 0,0039$
- Facteur enclos :  $F_{1,31} = 5,40$  ;  $P = 0,0269$
- Interaction année\*enclos :  $F_{1,1461} = 5,40$  ;  $P = 0,0204$

### ***FA en période de rut***

- Facteur année :  $F_{1,2130} = 10,44$  ;  $P = 0,0013$
- Facteur enclos :  $F_{1,29} = 6,51$  ;  $P = 0,0163$

- **Daguets M1**

- Interaction année\*période\*enclos :  $F_{1,847} = 24,58$  ;  $P < 0,0001$

### ***M1 en période hors rut***

- Facteur enclos :  $F_{1,8} = 10,33$  ;  $P = 0,0124$
- Interaction année\*enclos :  $F_{1,8} = 10,33$  ;  $P = 0,0123$

### ***M1 en période de rut***

- Facteur enclos :  $F_{1,10} = 5,82$  ;  $P = 0,0366$

- **Mâles sub-adultes MS**

- Interaction année\*enclos :  $F_{1,924} = 19,40$  ;  $P < 0,0001$
- Interaction période\*enclos :  $F_{1,924} = 13,82$  ;  $P = 0,0002$
- Interaction année\*période :  $F_{1,924} = 4,37$  ;  $P = 0,0368$

### ***MS en période hors rut***

- Facteur année :  $F_{1,451} = 17,20$  ;  $P < 0,0001$
- Facteur enclos :  $F_{1,11} = 10,18$  ;  $P = 0,0086$
- Interaction année\*enclos :  $F_{1,451} = 10,18$  ;  $P = 0,0015$

### ***MS en période de rut***

- Facteur année :  $F_{1,461} = 16,46$  ;  $P = 0,0001$
- Facteur enclos :  $F_{1,11} = 12,75$  ;  $P = 0,0044$
- Interaction année\*enclos :  $F_{1,461} = 12,74$  ;  $P = 0,0004$

- **Mâles adultes MA**

- Facteur période :  $F_{1,770} = 5,41$  ;  $P = 0,0203$
- Interaction année\*période :  $F_{1,770} = 5,41$  ;  $P = 0,0203$

### **✓ *Activité de brame par mâle***

Test des effets année, enclos et individu au moyen d'un modèle linéaire généralisé (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : log).

- Facteur individu :  $F_{6,241} = 85,39$  ;  $P < 2,2^{e-16}$



✓ ***Taux d'émission des comportements sexuels***

Test des effets catégorie, année et enclos au moyen d'un modèle linéaire mixte généralisé (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : log) dans lequel l'individu est pris comme facteur aléatoire. Le modèle de départ est systématiquement le modèle complet pour les effets fixes.

- Interaction catégorie\*enclos :  $F_{2,1228} = 6,84$  ;  $P = 0,0011$
- Interaction catégorie\*année :  $F_{2,1228} = 3,64$  ;  $P = 0,0265$

Test des effets année et enclos pour les trois catégories de mâles :

• **Daguets M1**

- Facteur enclos :  $F_{1,9} = 20,16$  ;  $P = 0,0015$

• **Mâles sub-adultes MS**

- Facteur enclos :  $F_{1,11} = 12,94$  ;  $P = 0,0042$

• **Mâles adultes MA**

- Pas d'effet significatif d'un des 2 facteurs

✓ ***Accès des mâles, femelles et faons à l'alimentation***

Test des effets année, enclos, et catégorie sur la proportion de temps passée en alimentation au moyen d'un modèle linéaire mixte généralisé (distribution de la variable réponse : poisson ; fonction de lien : logit) dans lequel la session d'observation est prise comme facteur aléatoire. Le modèle de départ est systématiquement le modèle complet pour les effets fixes.

- Interaction année\*enclos\*catégorie :  $F_{2,149} = 3,445$  ;  $P = 0,0345$

Test de l'effet catégorie sur l'ensemble des sessions d'observation :

- Facteur catégorie :  $F_{2,121} = 104,81$  ;  $P < 0,001$

Test de Student afin de comparer les catégories deux à deux :

• **Mâles / Femelles**

- $t = 14,015$  ;  $dll = 121$  ;  $P < 0,0001$

• **Mâles / Faons**

- $t = 11,266$  ;  $dll = 121$  ;  $P < 0,0001$

• **Femelles / Faons**

- $t = 3,0567$  ;  $dll = 121$  ;  $P = 0,0028$

Test au moyen d'un modèle linéaire mixte des effets année et enclos pour chaque catégorie sur l'ensemble des sessions d'observation :

- **Mâles**

- Interaction année\*enclos :  $F_{1,35} = 3,78$  ;  $P = 0,06$

- **Femelles**

- Interaction année\*enclos :  $F_{1,34} = 0,07$  ;  $P = 0,791$

- Facteur année :  $F_{1,34} = 19,82$  ;  $P < 0,0001$

- Facteur enclos :  $F_{1,35} = 9,36$  ;  $P = 0,0042$

- **Faons**

- Interaction année\*enclos :  $F_{1,22} = 5,37$  ;  $P = 0,03$

## *Annexe n° 14 : Significativité des valeurs de déséquilibre de liaison*

	<b>IDVGA2</b>	<b>CSSM39</b>	<b>IDVGA8</b>	<b>BM1706</b>	<b>OARFCB</b>	<b>HUJ117</b>	<b>BMC100</b>	<b>NVHRT4</b>	<b>CSSM41</b>	<b>BM757</b>
<b>IDVGA2</b>		0,71099	0,70824	0,42609	0,75061	0,34758	0,00133	<b>0</b>	0,94927	0,1521
<b>CSSM39</b>			0,01719	0,18886	0,39266	0,92965	0,57369	0,57027	0,01099	0,09541
<b>IDVGA8</b>				0,81358	0,07346	0,43326	0,33266	0,32189	0,63139	0,58245
<b>BM1706</b>					0,3843	0,26497	0,55689	0,3917	0,02314	0,10957
<b>OARFCB</b>						0,77021	0,65329	0,59175	0,00026	0,03673
<b>HUJ117</b>							0,84099	0,16549	0,99159	0,12333
<b>BMC100</b>								0,01147	0,0115	0,75197
<b>NVHRT4</b>									0,0536	0,00065
<b>CSSM41</b>										0,04115
<b>BM757</b>										

Le seuil de significativité 0,05% a été abaissé à 0,001 après correction de Bonferroni

*Annexe n° 15 : Résultats des tests d'assignation réalisés pour chaque individu génotypé vis-à-vis de chaque population et sous-population*  
(pas de sous-populations à Ania)

			Population Totale			Population 2000			Population 2001			Population 2002			Population 2003			Population 2004			Population 2005		
Enclos	Individu	Age	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania
			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion		
Ania	AO19	Ad	<b>0,026</b>	0,873	0,764	0,134	0,811	0,761	0,066	0,815	0,723	<b>0,036</b>	0,699	0,74	<b>0,037</b>	0,788	0,751	<b>0,043</b>	0,833	0,736	<b>0,038</b>	0,907	0,748
Ania	AO22	Ad	0,204	0,981	0,987	0,469	0,983	0,985	0,338	0,993	0,962	0,317	0,957	0,974	0,288	0,978	0,971	0,352	0,966	0,975	0,236	0,963	0,977
Ania	AO30	Ad	<b>0,039</b>	0,649	0,562	0,064	0,808	0,539	0,065	0,822	0,549	<b>0,045</b>	0,729	0,518	0,051	0,694	0,533	0,106	0,6	0,533	0,059	0,554	0,541
Ania	AO93	Ad	0,26	0,588	0,337	0,39	0,751	0,319	0,307	0,751	0,321	0,339	0,731	0,311	0,313	0,647	0,304	0,248	0,668	0,316	0,17	0,622	0,339
Ania	A002	Ad	0,786	0,833	0,664	0,724	0,914	0,642	0,739	0,938	0,644	0,709	0,934	0,63	0,788	0,924	0,645	0,846	0,831	0,643	0,821	0,773	0,642
Ania	AO28	Ad	<b>0,002</b>	0,413	0,465	<b>0,014</b>	0,469	0,428	<b>0,008</b>	0,432	0,436	<b>0,009</b>	0,399	0,423	<b>0,007</b>	0,282	0,424	<b>0,009</b>	0,27	0,429	<b>0,008</b>	0,281	0,437
Ania	AO53	Ad	<b>0,015</b>	0,642	0,437	<b>0,042</b>	0,658	0,399	<b>0,031</b>	0,632	0,414	<b>0,024</b>	0,527	0,393	<b>0,019</b>	0,618	0,397	<b>0,029</b>	0,7	0,406	<b>0,029</b>	0,686	0,413
Ania	AO64	Ad	0,088	0,622	0,871	0,294	0,752	0,868	0,217	0,72	0,83	0,133	0,576	0,859	0,106	0,48	0,852	0,166	0,489	0,854	0,097	0,593	0,857
Ania	AO95	?	0,357	0,524	0,395	0,353	0,682	0,366	0,24	0,663	0,383	0,229	0,65	0,366	0,31	0,571	0,37	0,377	0,565	0,376	0,399	0,443	0,381
Ania	AO24	?	0,232	0,599	0,678	0,402	0,733	0,66	0,311	0,723	0,655	0,272	0,711	0,642	0,295	0,537	0,663	0,269	0,499	0,655	0,194	0,539	0,657
Ania	AO27	?	<b>0</b>	0,331	<b>0,036</b>	<b>0,002</b>	0,389	<b>0,046</b>	<b>0</b>	0,403	<b>0,029</b>	<b>0,002</b>	0,268	<b>0,034</b>	<b>0</b>	0,326	<b>0,035</b>	<b>0</b>	0,426	<b>0,032</b>	<b>0</b>	0,29	0,052
Ania	AO29	?	0,338	0,622	0,881	0,536	0,838	0,873	0,444	0,835	0,835	0,347	0,759	0,867	0,393	0,636	0,855	0,437	0,533	0,863	0,325	0,575	0,863
Ania	AO21	2000	0,065	0,431	0,729	0,23	0,605	0,719	0,137	0,578	0,693	0,095	0,443	0,692	0,072	0,322	0,721	0,084	0,324	0,704	0,063	0,39	0,703
Ania	AO25	2000	0,129	0,954	0,627	0,172	0,917	0,604	0,168	0,91	0,606	0,164	0,956	0,586	0,162	0,957	0,605	0,249	0,9	0,591	0,161	0,846	0,599
Ania	AO26	2000	<b>0,036</b>	0,822	0,515	0,066	0,791	0,48	0,053	0,787	0,49	0,063	0,783	0,471	0,051	0,733	0,477	0,06	0,834	0,481	<b>0,042</b>	0,767	0,498
Ania	AO20	2001	0,069	0,836	0,523	0,149	0,935	0,489	0,165	0,904	0,5	0,144	0,879	0,483	0,119	0,865	0,484	0,174	0,833	0,489	0,07	0,798	0,507
Ania	AO23	2001	0,102	0,865	0,711	0,15	0,803	0,703	0,098	0,814	0,68	0,095	0,879	0,677	0,111	0,865	0,705	0,157	0,864	0,69	0,128	0,756	0,692

			Population Totale			Population 2000			Population 2001			Population 2002			Population 2003			Population 2004			Population 2005		
			Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania
Enclos	Individu	Age	Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion		
Quenza	QDom	Ad	0,752	0,852	0,52	0,594	0,899	0,486	0,664	0,897	0,495	0,704	0,93	0,48	0,751	0,903	0,482	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Quenza	QPseud	Ad	0,232	0,655	0,747	0,436	0,716	0,737	0,306	0,719	0,71	0,272	0,711	0,715	0,288	0,555	0,737	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Quenza	Q013	Ad	0,464	0,914	0,896	0,631	0,944	0,888	0,483	0,937	0,853	0,563	0,87	0,881	0,487	0,847	0,878	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Quenza	Q017	Ad	0,433	0,594	0,582	0,72	0,704	0,566	0,492	0,739	0,575	0,482	0,664	0,542	0,528	0,59	0,56	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Quenza	Q018	Ad	0,923	0,969	0,996	0,982	0,975	0,995	0,96	0,983	0,987	0,949	0,942	0,986	0,931	0,944	0,985	0,906	0,976	0,985	0,919	0,98	0,987
Quenza	Q032	Ad	0,833	0,971	0,804	0,958	0,965	0,797	0,924	0,983	0,766	0,946	0,979	0,786	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Quenza	Q033	Ad	0,954	0,934	0,92	0,921	0,936	0,91	0,878	0,941	0,878	0,867	0,944	0,904	0,896	0,936	0,907	0,907	0,962	0,917	0,961	0,921	0,911
Quenza	Q047	Ad	0,433	0,713	0,287	0,582	0,726	0,278	0,48	0,738	0,269	0,548	0,794	0,267	0,57	0,705	0,258	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Quenza	Q003	Ad	0,446	0,389	0,149	0,411	0,684	0,152	0,501	0,688	0,132	0,456	0,71	0,115	0,515	0,611	0,134	0,559	0,434	0,138	0,38	0,371	0,154
Quenza	Q004	Ad	0,736	0,937	0,833	0,695	0,928	0,834	0,643	0,934	0,794	0,71	0,921	0,826	0,732	0,904	0,823	0,727	0,966	0,816	0,74	0,93	0,826
Quenza	Q005	Ad	<b>0,001</b>	0,357	0,385	<b>0,015</b>	0,476	0,35	<b>0,01</b>	0,421	0,367	<b>0,01</b>	0,333	0,354	<b>0,007</b>	0,222	0,347	<b>0,007</b>	0,243	0,359	<b>0,005</b>	0,277	0,372
Quenza	Q006	Ad	0,241	0,166	<b>0,046</b>	0,319	0,359	0,053	0,306	0,405	<b>0,043</b>	0,252	0,453	<b>0,041</b>	0,305	0,34	<b>0,044</b>	0,276	0,18	<b>0,042</b>	0,178	0,152	0,062
Quenza	Q008	Ad	0,456	0,494	0,34	0,535	0,749	0,321	0,391	0,762	0,326	0,33	0,713	0,315	0,451	0,647	0,309	0,554	0,439	0,322	0,485	0,392	0,34
Quenza	Q009	Ad	0,309	0,75	0,873	0,475	0,793	0,868	0,363	0,787	0,83	0,344	0,759	0,86	0,334	0,64	0,852	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Quenza	Q012	Ad	0,726	0,915	0,824	0,776	0,961	0,818	0,727	0,963	0,783	0,755	0,946	0,811	0,696	0,941	0,81	0,699	0,946	0,804	0,673	0,911	0,813
Quenza	Q051	Ad	0,76	0,8	0,458	0,736	0,838	0,42	0,698	0,868	0,429	0,725	0,926	0,412	0,785	0,883	0,419	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Quenza	Q058	Ad	0,108	0,588	0,631	0,241	0,752	0,609	0,2	0,719	0,609	0,187	0,655	0,592	0,12	0,516	0,606	0,143	0,537	0,602	0,082	0,558	0,604
Quenza	Q007	2000	0,954	0,934	0,92	0,921	0,936	0,91	0,878	0,941	0,878	0,867	0,944	0,904	0,896	0,936	0,907	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Quenza	Q011	2000	0,821	0,881	0,714	0,869	0,965	0,71	0,915	0,976	0,685	0,868	0,956	0,68	0,887	0,942	0,709	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Quenza	Q014	2000	0,35	0,649	0,654	0,455	0,83	0,63	0,5	0,809	0,625	0,397	0,764	0,619	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Quenza	Q016	2000	<b>0,005</b>	0,796	0,139	<b>0,028</b>	0,749	0,145	<b>0,022</b>	0,795	0,125	<b>0,018</b>	0,863	0,113	<b>0,017</b>	0,876	0,13	<b>0,032</b>	0,651	0,131	<b>0,027</b>	0,583	0,145

			Population Totale			Population 2000			Population 2001			Population 2002			Population 2003			Population 2004			Population 2005					
			Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania			
Enclos	Individu	Age	Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion					
Quenza	Q010	2001	0,825	0,742	0,422	<b>Absents</b>				0,899	0,896	0,408	0,849	0,928	0,385	0,874	0,899	0,389	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs		
Quenza	Q055	2001	0,803	0,73	0,591					0,872	0,896	0,582	0,817	0,878	0,55	0,813	0,84	0,568	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs		
Quenza	Q056	2001	0,141	0,399	0,118					0,129	0,443	0,109	0,144	0,476	0,098	0,15	0,4	0,106	0,168	0,492	0,115	0,109	0,392	0,132		
Quenza	Q059	2001	0,791	0,717	0,322					0,816	0,846	0,314	0,762	0,89	0,301	0,765	0,861	0,298	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs		
Quenza	Q015	2001	0,285	0,523	0,461					0,453	0,764	0,436	0,344	0,735	0,421	0,328	0,611	0,423	0,496	0,421	0,429	0,301	0,424	0,437		
Quenza	Q031	2001	0,3	0,599	0,785					0,36	0,772	0,739	0,291	0,71	0,761	0,302	0,565	0,768	0,43	0,544	0,756	0,347	0,539	0,775		
Quenza	Q0102Rouge	2002	0,1	0,955	0,798	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>				0,194	0,9	0,773	0,161	0,877	0,783	0,153	0,872	0,767	0,095	0,894	0,787			
Quenza	Q0102Jaune	2002	0,209	0,665	0,46							0,24	0,677	0,417	0,213	0,592	0,42	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	
Quenza	Q001	2002	0,607	0,754	0,318							0,687	0,91	0,298	0,719	0,872	0,293	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	
Quenza	Q057	2002	0,37	0,446	0,159							0,338	0,708	0,136	0,421	0,589	0,147	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	
Quenza	Q0102Vert	2002	0,729	0,942	0,886							0,753	0,946	0,873	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	
Quenza	Q0102Bleu	2002	0,823	0,986	0,869							0,928	0,984	0,848	0,897	0,988	0,85	0,877	0,987	0,848	0,803	0,983	0,855			
Quenza	Q0304Vert	2002	0,849	0,965	0,896							0,828	0,946	0,881	0,837	0,937	0,876	0,8	0,98	0,883	0,84	0,96	0,879			
Quenza	Q1112Jaune	2003	0,463	0,649	0,359	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>							0,621	0,715	0,323	0,457	0,626	0,34	0,309	0,648	0,353			
Quenza	Q2224Vert	2003	0,456	0,494	0,34												0,451	0,647	0,309	0,554	0,439	0,322	0,485	0,392	0,34	
Quenza	Q2510Bleu	2003	0,375	0,353	0,256												0,272	0,419	0,223	0,359	0,463	0,248	0,467	0,307	0,259	
Quenza	Q1819Blanc	2003	0,456	0,647	0,765												0,474	0,719	0,755	0,591	0,584	0,742	0,485	0,579	0,751	
Quenza	Q1820Rouge	2003	0,784	0,782	0,592												0,796	0,911	0,574	0,85	0,813	0,568	0,796	0,74	0,571	

			Population Totale			Population 2000			Population 2001			Population 2002			Population 2003			Population 2004			Population 2005				
			Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania		
Enclos	Individu	Age	Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion				
Quenza	Q013Bleu	2004	0,577	0,432	0,18	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	0,623	0,475	0,166	0,484	0,423	0,184	
Quenza	Q015Jaune	2004	0,264	0,692	0,61														0,384	0,591	0,58	0,236	0,636	0,587	
Quenza	Q019Rouge	2004	0,271	0,355	0,136														0,352	0,415	0,129	0,302	0,273	0,144	
Quenza	Q022Jaune	2004	0,509	0,773	0,729														0,481	0,869	0,704	0,517	0,767	0,703	
Quenza	Q024Blanc	2004	0,941	0,922	0,783														0,942	0,902	0,748	0,893	0,904	0,771	
Quenza	Q016Rouge	2004	0,498	0,392	0,299														0,428	0,505	0,294	0,555	0,344	0,312	
Quenza	Q022Bleu	2004	0,82	0,796	0,491														0,923	0,834	0,455	0,837	0,777	0,466	
Quenza	Q010Blanc	2005	0,53	0,864	0,751	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	<b>Absent</b>	0,433	0,869	0,732
Quenza	Q010Jaune	2005	0,302	0,653	0,854																		0,365	0,573	0,835
Quenza	Q014Rouge	2005	0,467	0,466	0,443																		0,568	0,381	0,415
Quenza	Q015Rouge	2005	0,855	0,749	0,496																		0,855	0,685	0,467
Quenza	Q021Bleu	2005	0,964	0,97	0,998																		0,982	0,971	0,99
Quenza	Q023Vert	2005	0,817	0,984	0,986																		0,752	0,989	0,972
Quenza	Q006Bleu	2005	0,75	0,696	0,429																		0,772	0,632	0,408
Quenza	Q021Rouge	2005	0,64	0,794	0,605																		0,664	0,721	0,58
Quenza	Q021Vert	2005	0,955	0,848	0,631																		0,958	0,819	0,604
Quenza	Q024Bleu	2005	0,855	0,749	0,496																		0,855	0,685	0,467
Quenza	Q025Blanc	2005	0,841	0,904	0,875																		0,907	0,885	0,86

			Population Totale			Population 2000			Population 2001			Population 2002			Population 2003			Population 2004			Population 2005		
			Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania
Enclos	Individu	Age	Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion		
Casa	C01BN	Ad	<b>0,002</b>	0,375	0,585	<b>0,026</b>	0,616	0,572	<b>0,024</b>	0,529	0,578	<b>0,018</b>	0,375	0,549	<b>Absent</b>			<b>Absent</b>			<b>Absent</b>		
Casa	C0Dom	Ad	<b>0</b>	0,196	<b>0</b>	<b>0</b>	0,17	<b>0,001</b>	<b>0</b>	0,166	<b>0</b>	<b>0</b>	0,167	<b>0</b>	<b>Absent</b>			<b>Absent</b>			<b>Absent</b>		
Casa	C031	Ad	0,639	0,666	0,444	0,57	0,833	0,407	0,596	0,832	0,42	0,621	0,848	0,399	0,682	0,794	0,406	0,63	0,816	0,409	0,54	0,711	0,418
Casa	C050	Ad	<b>0</b>	0,462	<b>0,002</b>	<b>0</b>	0,481	<b>0,005</b>	<b>0</b>	0,491	<b>0,001</b>	<b>0,001</b>	0,618	<b>0,004</b>	<b>0</b>	0,602	<b>0,004</b>	<b>0</b>	0,395	<b>0,003</b>	<b>0</b>	0,272	<b>0,005</b>
Casa	C131	Ad	<b>0</b>	0,661	0,074	<b>0</b>	0,534	0,079	<b>0</b>	0,474	0,067	<b>0,001</b>	0,365	0,058	<b>0</b>	0,548	0,071	<b>0</b>	0,69	0,073	<b>0</b>	0,73	0,095
Casa	C034	Ad	<b>0</b>	0,055	<b>0,006</b>	<b>0</b>	0,113	<b>0,01</b>	<b>0</b>	0,097	<b>0,003</b>	<b>0,001</b>	<b>0,041</b>	<b>0,008</b>	<b>0</b>	0,058	<b>0,005</b>	<b>0</b>	0,071	<b>0,005</b>	<b>0</b>	0,099	<b>0,013</b>
Casa	C035	Ad	<b>0,018</b>	0,509	0,123	<b>0,039</b>	0,366	0,128	<b>0,027</b>	0,378	0,114	<b>0,027</b>	0,552	0,102	<b>0,028</b>	0,471	0,108	<b>0,025</b>	0,483	0,122	<b>0,028</b>	0,379	0,138
Casa	C037	Ad	<b>0</b>	0,386	0,062	<b>0,004</b>	0,544	0,07	<b>0,003</b>	0,491	0,052	<b>0,002</b>	0,365	0,05	<b>0,001</b>	0,457	0,06	<b>0,003</b>	0,457	0,059	<b>0,001</b>	0,496	0,079
Casa	C039	Ad	<b>0,026</b>	0,585	0,402	0,064	0,756	0,372	<b>0,037</b>	0,765	0,39	<b>0,028</b>	0,634	0,369	<b>0,03</b>	0,645	0,374	<b>0,033</b>	0,586	0,379	<b>0,036</b>	0,502	0,386
Casa	C052	Ad	<b>0</b>	0,237	<b>0</b>	<b>0</b>	0,262	<b>0</b>	<b>0</b>	0,243	<b>0</b>	<b>0</b>	0,249	<b>0</b>	<b>0</b>	0,34	<b>0</b>	<b>0</b>	0,305	<b>0</b>	<b>0</b>	0,245	<b>0</b>
Casa	C053	Ad	0,3	0,922	0,687	0,501	0,925	0,666	0,419	0,918	0,664	0,4	0,881	0,648	0,403	0,849	0,677	<b>Absent</b>			<b>Absent</b>		
Casa	C054	Ad	<b>0,012</b>	0,647	0,105	0,06	0,644	0,108	<b>0,035</b>	0,609	0,092	<b>0,03</b>	0,485	0,086	<b>0,033</b>	0,511	0,097	<b>0,022</b>	0,763	0,103	<b>0,019</b>	0,77	0,122
Casa	C061	Ad	<b>0</b>	0,102	<b>0,001</b>	<b>0</b>	0,238	<b>0,005</b>	<b>0</b>	0,22	<b>0</b>	<b>0</b>	0,197	<b>0,004</b>	<b>0</b>	0,136	<b>0,004</b>	<b>0</b>	0,055	<b>0,002</b>	<b>0</b>	<b>0,042</b>	<b>0,003</b>
Casa	C063	Ad	0,102	0,974	0,595	0,211	0,964	0,578	0,177	0,976	0,588	0,108	0,944	0,552	0,116	0,985	0,574	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Casa	C065	Ad	0,536	0,419	0,294	0,39	0,745	0,283	0,349	0,737	0,28	0,291	0,72	0,273	0,44	0,662	0,268	0,623	0,485	0,287	0,592	0,338	0,302
Casa	C068	Ad	<b>0,004</b>	0,103	<b>0,032</b>	<b>0,024</b>	0,213	<b>0,039</b>	<b>0,016</b>	0,305	<b>0,025</b>	<b>0,017</b>	0,167	<b>0,028</b>	<b>0,011</b>	0,119	<b>0,035</b>	<b>0,012</b>	0,164	<b>0,03</b>	<b>0,013</b>	0,139	<b>0,048</b>
Casa	C069	Ad	<b>0,002</b>	0,582	0,227	<b>0,01</b>	0,56	0,223	<b>0,006</b>	0,529	0,21	<b>0,009</b>	0,557	0,203	<b>Absent</b>			<b>Absent</b>			<b>Absent</b>		
Casa	C071	Ad	<b>0</b>	0,47	<b>0,002</b>	<b>0</b>	0,443	<b>0,005</b>	<b>0</b>	0,474	<b>0,001</b>	<b>0</b>	0,576	<b>0,004</b>	<b>Absent</b>			<b>Absent</b>			<b>Absent</b>		
Casa	C074	Ad	<b>0</b>	<b>0,043</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	0,111	<b>0</b>	<b>0</b>	0,104	<b>0</b>	<b>0</b>	0,09	<b>0</b>	0,074	<b>0</b>	<b>Absent</b>			<b>Absent</b>			
Casa	C2324	Ad	<b>0,03</b>	0,649	0,05	0,064	0,705	0,059	0,061	0,672	<b>0,046</b>	0,054	0,626	<b>0,042</b>	<b>0,045</b>	0,64	0,05	<b>0,043</b>	0,768	<b>0,048</b>	<b>0,029</b>	0,74	0,066
Casa	C064	1999	<b>0</b>	<b>0,03</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	0,098	<b>0</b>	<b>0</b>	0,083	<b>0</b>	<b>0</b>	0,074	<b>0</b>	0,058	<b>0</b>							
Casa	C048	2000	0,534	0,846	0,718	0,591	0,877	0,716	0,49	0,878	0,69	0,58	0,842	0,683	0,604	0,801	0,716	0,464	0,929	0,7	0,389	0,899	0,699
Casa	C049	2000	<b>0,002</b>	0,728	0,11	<b>0,039</b>	0,789	0,113	<b>0,023</b>	0,8	0,094	<b>0,02</b>	0,8	0,087	<b>0,016</b>	0,791	0,098	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Casa	C090	2000	<b>0</b>	0,133	<b>0,005</b>	<b>0</b>	0,366	<b>0,008</b>	<b>0</b>	0,363	<b>0,001</b>	<b>0</b>	0,224	<b>0,005</b>	<b>0</b>	0,218	<b>0,004</b>	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs
Casa	C073	2000	<b>0</b>	0,158	<b>0</b>	<b>0</b>	0,128	<b>0</b>	<b>0</b>	0,135	<b>0</b>	<b>0</b>	0,191	<b>0</b>	<b>0</b>	0,221	<b>0</b>	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs	Abs



			Population Totale			Population 2000			Population 2001			Population 2002			Population 2003			Population 2004			Population 2005											
			Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania									
Enclos	Individu	Age	Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion											
Casa	C036	2001	0	0,264	0,005	Absent			0,001	0,297	0,001	0,002	0,306	0,005	0	0,329	0,004	0	0,343	0,004	0	0,27	0,01									
Casa	C066	2001	0,007	0,454	0,026				0,02	0,573	0,017	0,02	0,605	0,023	0,015	0,511	0,028	Absent			Absent											
Casa	C070	2001	0,004	0,58	0,202				0,027	0,807	0,184	0,02	0,724	0,171	0,015	0,685	0,171	0,029	0,624	0,178	0,019	0,559	0,201									
Casa	C0304Jaune	2002	0,008	0,946	0,308	Absent			Absent			0,028	0,929	0,29	0,033	0,969	0,284	Absent			0	0,113	0,003									
Casa	C0304Rouge	2002	0,002	0,83	0,116							0,016	0,842	0,092	0,01	0,879	0,102	Absent			Absent											
Casa	C0304Bleu	2002	0	0,191	0,001							0,002	0,416	0,004	0	0,32	0,004	0	0,17	0,002												
Casa	C038	2002	0,809	0,863	0,416							0,84	0,928	0,378	0,812	0,904	0,386															
Casa	C067	2002	0,006	0,38	0,017							0,017	0,622	0,011	0,013	0,499	0,014															
Casa	C040	2002	0,006	0,843	0,12							0,021	0,902	0,1	0,021	0,899	0,106															
Casa	C062	2002	0	0,22	0							0	0,283	0	0	0,287	0	0	0,2	0				0	0,141	0						
Casa	C072	2002	0,024	0,807	0,361							0,03	0,847	0,336																		
Casa	C1112Vert	2003	0	0,263	0,004							Absent			Absent			Absent						0	0,37	0,004	0	0,228	0,004	0	0,144	0,007
Casa	C081	2003	0,157	0,665	0,57	0,222	0,645	0,542	Absent															Absent								
Casa	C082	2003	0	0,099	0	0	0,09	0																								
Casa	C084	2003	0	0,395	0,034	0	0,475	0,035																								
Casa	C017Blanc	2003	0	0,215	0	0	0,264	0	0	0,129	0										0	0,145	0									
Casa	C1112Rouge	2003	0	0,145	0	0	0,136	0,004	0	0,226	0,002										0	0,183	0,001									
Casa	C1920Jaune	2003	0	0,362	0	0	0,493	0,001	0	0,445	0,001										0	0,311	0,001									
Casa	C2122Blanc	2003	0	0,443	0,007	0	0,4	0,007	0	0,404	0,005										0	0,412	0,014									
Casa	C085	2003	0	0,628	0,024	0	0,688	0,025	Absent												Absent											
Casa	C086	2003	0	0,222	0,001	0	0,169	0,004	Absent												Absent											

			Population Totale			Population 2000			Population 2001			Population 2002			Population 2003			Population 2004			Population 2005				
			Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania	Quenza	Casa	Ania		
Enclos	Individu	Age	Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion			Probabilité d'exclusion				
Casa	C017Rouge	2004	0,074	0,863	0,312	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	0,076	0,902	0,302	0,077	0,844	0,323		
Casa	C022Rouge	2004	<b>0,002</b>	0,699	0,621													<b>0,007</b>	0,752	0,585	<b>0,007</b>	0,781	0,593		
Casa	C009Bleu	2004	0,3	0,712	0,471													0,294	0,818	0,437	0,205	0,809	0,442		
Casa	C009Jaune	2004	0,131	0,934	0,827													0,154	0,9	0,809	0,097	0,92	0,819		
Casa	C012Bleu	2004	<b>0</b>	0,243	<b>0</b>													<b>0</b>	0,262	<b>0,001</b>	<b>0</b>	0,175	<b>0</b>		
Casa	C016Jaune	2004	0,581	0,874	0,75													0,616	0,888	0,766	0,484	0,908	0,777		
Casa	C017Jaune	2004	<b>0</b>	0,902	0,211													<b>0,008</b>	0,827	0,188	<b>0,005</b>	0,782	0,212		
Casa	C023Rouge	2004	<b>0,003</b>	0,708	0,102													<b>0,009</b>	0,807	0,1	<b>0,006</b>	0,83	0,119		
Casa	C008Jaune	2004	<b>0</b>	0,322	<b>0</b>													<b>0</b>	0,263	<b>0,002</b>	<b>0</b>	0,179	<b>0,001</b>		
Casa	C002Blanc	2005	<b>0</b>	0,369	<b>0,046</b>	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent			
Casa	C003Blanc	2005	<b>0</b>	0,256	<b>0,005</b>																		<b>0</b>	0,474	0,065
Casa	C005Rouge	2005	<b>0</b>	0,382	<b>0</b>																		<b>0</b>	0,377	<b>0,011</b>
Casa	C011Bleu	2005	<b>0,006</b>	0,772	0,157																		<b>0,015</b>	0,78	0,172
Casa	C018Jaune	2005	0,56	0,818	0,415																		0,394	0,853	0,395
Casa	C008Vert	2005	<b>0,009</b>	0,602	0,099																		<b>0,021</b>	0,471	0,118
Casa	C009Vert	2005	<b>0</b>	0,914	<b>0,032</b>																		<b>0,001</b>	0,865	<b>0,048</b>
Casa	C010Vert	2005	0,715	0,928	0,671																		0,61	0,918	0,652
Casa	C011Blanc	2005	<b>0,021</b>	0,829	0,213																		<b>0,031</b>	0,897	0,21
Casa	C013Rouge	2005	<b>0</b>	0,41	<b>0,046</b>	<b>0</b>	0,464	0,061																	

## *Annexe n° 16 : Attribution des liens de parenté à Quenza*

Attribution des liens de parenté pour les cohortes de faons de 2002 à 2005 de la population de l'enclos de QUENZA

Faons nés en 2002	Mères	Probabilité (%)	Pères	De Mères connues	De Mères inconnues
QM2-04	<b>QF0-01</b>	Observée	<b>QMA-08</b>	80 < P < 95	
QF2-02	<b>QFA-07</b>	Observée	<b>QMA-08</b>	50 < P < 80 (DTCF)	50 < P < 80 (DTCF)
QF2-03	<b>QFA-05</b>	80 < P < 95	<b>QMA-07</b>	80 < P < 95	
QM2-02	<b>QFA-02</b>	Observée	<b>QMA-06</b>	80 < P < 95 (DTCF)	
QM2-01	<b>QFA-01</b>	80 < P < 95	<b>QMA-01</b>		P > 95
QF2-01					
QM2-03	<b>QFA-06</b>	80 < P < 95			
<b>2003</b>					
QM3-01	<b>QFA-07</b>	80 < P < 95	<b>QMA-02</b>	80 < P < 95	
QF3-02	<b>QFA-06</b>	80 < P < 95	<b>QMA-02</b>	80 < P < 95	
QM3-03	<b>QFA-08</b>	50 < P < 80	<b>QMA-06</b>	80 < P < 95 (DTCF)	
QM3-02	<b>QFA-03</b>	P > 95	<b>QMA-06</b>	50 < P < 80 (DTCF)	50 < P < 80 (DTCF)
QF3-01	<b>QFA-01</b>	80 < P < 95	<b>QMA-01</b>	80 < P < 95 (DTCF)	
<b>2004</b>					
QM4-03	<b>QFA-03</b>	P > 95	<b>QMA-01</b>		80 < P < 95
QM4-04	<b>QFA-06</b>	DTCF	<b>QMA-01</b>	P > 95 (DTCF)	
QM4-02	<b>QFA-02</b>	80 < P < 95	<b>QMA-01</b>	50 < P < 80 (DTCF)	50 < P < 80 (DTCF)
QM4-01	<b>QFA-01</b>	80 < P < 95	<b>QM0-02</b>	80 < P < 95	
QF4-01	<b>QF1-02</b>	P > 95	<b>QM0-02</b>	80 < P < 95	
QF4-02	<b>QF2-01</b>	80 < P < 95	<b>QMA-02</b>	P > 95	
QM4-05	<b>QF0-01</b>	80 < P < 95	<b>QMA-06</b>	50 < P < 80 (DTCF)	50 < P < 80 (DTCF)
<b>2005</b>					
QF5-02	<b>QFA-01</b>	80 < P < 95	<b>QMA-02</b>		80 < P < 95 (DTCF)
QF5-01	<b>QFA-02</b>	80 < P < 95	<b>QMA-02</b>		80 < P < 95 (DTCF)
QF5-05	<b>QFA-05</b>	80 < P < 95	<b>QMA-02</b>		80 < P < 95 (DTCF)
QF5-04	<b>QF3-02</b>	80 < P < 95	<b>QMA-02</b>		80 < P < 95 (DTCF)
QM5-03	<b>QFA-03</b>	P > 95	<b>QMA-02</b>		80 < P < 95 (DTCF)
QM5-04	<b>QFA-06</b>	80 < P < 95	<b>QMA-02</b>	P > 95	
QM5-01	<b>QF1-01</b>	80 < P < 95	<b>QMA-02</b>		80 < P < 95 (DTCF)
QM5-05	<b>QF3-01</b>	80 < P < 95	<b>QMA-02</b>	P > 95	
QM5-02	<b>QF2-02</b>	80 < P < 95	<b>QMA-07</b>		80 < P < 95 (DTCF)
QM5-06	<b>QF2-01</b>	P > 95	<b>QMA-07</b>		80 < P < 95 (DTCF)
QF5-03	<b>QF0-01</b>	80 < P < 95	<b>QM0-03</b>		80 < P < 95 (DTCF)

## *Annexe n° 17 : Attribution des liens de parenté à Casabianda*

<b>Attribution des liens de parenté pour les cohortes de faons de 2002 à 2004 de la population de l'enclos de CASABIANDA</b>					
<b>Faons nés en 2002</b>	<b>Mères</b>	<b>Probabilité (%)</b>	<b>Pères</b>	<b>De Mères connues</b>	<b>De Mères inconnues</b>
CM2-01	<b>CFA-03</b>	Observée	<b>CMA-05</b>	P > 95 (DTCF)	
CM2-02	<b>CFA-04</b>	Observée	<b>CMA-05</b>	80 < P < 95 (DTCF)	
CM2-03	<b>CFA-01</b>	Observée	<b>CMA-05</b>	80 < P < 95 (DTCF)	
CF2-01			<b>CMA-05</b>	80 < P < 95 (DTCF)	
CF2-03	<b>CFA-10</b>	80 < P < 95	<b>CMA-02</b>	80 < P < 95 (DTCF)	
CF2-04	<b>CFA-05</b>	80 < P < 95	<b>CMA-02</b>	80 < P < 95 (DTCF)	
CF2-02	<b>CFA-11</b>	80 < P < 95			
CF2-05	<b>CFA-13</b>	P > 95			
<b>2003</b>					
CF3-04	<b>CFA-12</b>	Observée	<b>CMA-02</b>	P > 95	
CM3-04	<b>CF0-01</b>	P > 95	<b>CMA-02</b>	P > 95	
CM3-01	<b>CFA-15</b>	P > 95	<b>CMA-02</b>	80 < P < 95	
CF3-02	<b>CFA-01</b>	Observée	<b>CMA-02</b>	80 < P < 95	
CF3-05	<b>CFA-13</b>	P > 95	<b>CMA-02</b>	80 < P < 95	
CM3-02	<b>CFA-08</b>	80 < P < 95	<b>CMA-02</b>	80 < P < 95	
CF3-03	<b>CFA-07</b>	Observée	<b>CMA-02</b>	80 < P < 95	
CF3-06	<b>CFA-06</b>	80 < P < 95	<b>CMA-03</b>	P > 95	
CM3-03	<b>CFA-14</b>	80 < P < 95	<b>CMA-01</b>	80 < P < 95	
CF3-01	<b>CFA-05</b>	Observée			
<b>2004</b>					
CM4-03	<b>CFA-08</b>	80 < P < 95	<b>CMA-03</b>	P > 95	
CF4-01	<b>CFA-12</b>	80 < P < 95	<b>CMA-03</b>	P > 95	
CF4-03	<b>CFA-07</b>	80 < P < 95	<b>CM0-02</b>	P > 95	
CM4-04	<b>CFA-01</b>	P > 95	<b>CM0-02</b>	80 < P < 95	
CF4-02	<b>CF1-02</b>	80 < P < 95	<b>CMA-05</b>	80 < P < 95	
CF4-05			<b>CMA-05</b>		P > 95
CM4-02	<b>CF2-03</b>	80 < P < 95	<b>CM0-03</b>	80 < P < 95	
CM4-01	<b>CFA-04</b>	80 < P < 95			
CF4-04	<b>CFA-06</b>	80 < P < 95			

**Attribution des liens de parenté pour la cohorte de faons de 2005 de la population de l'enclos de CASABIANDA**

<b>Faons nés en 2005</b>	<b>Mères</b>	<b>Probabilité (%)</b>	<b>Pères</b>	<b>De Mères connues</b>	<b>De Mères inconnues</b>
CF5-02	<b>CFA-08</b>	80 < P < 95	<b>CMA-03</b>	P > 95	
CM5-01	<b>CF3-03</b>	P > 95	<b>CMA-03</b>	P > 95	
CM5-03	<b>CF1-02</b>	P > 95	<b>CMA-03</b>	P > 95	
CF5-01	<b>CFA-12</b>	80 < P < 95	<b>CMA-03</b>	P > 95	
CF5-04	<b>CFA-06</b>	P > 95	<b>CM0-02</b>	P > 95	
CM5-04	<b>CF3-04</b>	P > 95	<b>CM0-02</b>	80 < P < 95	
CM5-05	<b>CFA-01</b>	80 < P < 95	<b>CM0-02</b>	80 < P < 95	
CF5-03	<b>CFA-02</b>	P > 95	<b>CM0-02</b>	80 < P < 95	
CM5-02	<b>CF3-01</b>	P > 95	<b>CMA-05</b>	P > 95	
CF5-05	<b>CFA-13</b>	80 < P < 95			

## *Annexe n° 18 : Mâles reproducteurs de Quenza et de Casabianda*

<b>QUENZA</b>												
Année	Effectif de la cohorte	Effectif de faons géotypés	% de femelles ayant mis bas	% de Paternité déterminée (/aux faons) géotypés et (/à la cohorte)	Identité du mâle	Age	Effectif de faons attribués à ce mâle	Succès Reproducteur	% de jours de dominance	% de brames émis	Effectif grands mâles	Effectif mâles > 3ans
Cohorte de 2002 née du rut 2001	8	7	88,8% (8/9)	71,4% Et 62,5%	<b>QMA-08</b>	Adulte	2	<b>40%</b>			<b>9</b>	<b>9</b>
					<b>QMA-06</b>	Adulte	1	<b>20%</b>				
					<b>QMA-01</b>	Adulte	1	<b>20%</b>				
					<b>QMA-07</b>	Adulte	1	<b>20%</b>				
Cohorte de 2003 née du rut 2002	5	5	45,4% (5/11)	100% Et 100%	<b>QMA-06</b>	Adulte	2	<b>40%</b>	<b>0%</b>	<b>2,4%</b>	<b>8</b>	<b>8</b>
					<b>QMA-02</b>	Adulte	2	<b>40%</b>	<b>0%</b>	<b>0,25%</b>		
					<b>QMA-01</b>	Adulte	1	<b>20%</b>	<b>51,3%</b>	<b>48,3%</b>		
Cohorte de 2004 née du rut 2003	8	7	63,4% (7/11)	100% Et 87,5 %	<b>QMA-01</b>	Adulte	3	<b>42,9%</b>	<b>68,3%</b>	<b>25,7%</b>	<b>7</b>	<b>10</b>
					<b>QM0-02</b>	3 ans	2	<b>18,5%</b>	<b>0%</b>	<b>0,1%</b>		
					<b>QMA-06</b>	Adulte	1	<b>14,3%</b>	<b>0%</b>	<b>0,6%</b>		
					<b>QMA-02</b>	Adulte	1	<b>14,3%</b>	<b>26,8%</b>	<b>9,%</b>		
Cohorte de 2005 née du rut 2004	11	11	84,6% (11/13)	100% Et 100%	<b>QMA-02</b>	Adulte	8	<b>72,7%</b>	<b>100%</b>	<b>93,6%</b>	<b>2</b>	<b>4</b>
					<b>QMA-07</b>	Adulte	2	<b>18,2%</b>	<b>0%</b>	<b>6,2%</b>		
					<b>QM0-03</b>	4 ans	1	<b>9,1%</b>	<b>0%</b>	<b>0%</b>		

CASABIANDA																																																																																						
Année	Effectif de la cohorte	Effectif de faons génotypés	% de femelles ayant mis bas	% de Paternité déterminée (/ aux faons) génotypés et (/ à la cohorte)	Identité du mâle	Age	Effectif de faons attribués à ce mâle	Succès reproducteur	% de jours de dominance	% de brames émis	Effectif grands mâles	Effectif mâles > 3ans																																																																										
Cohorte de 2002 née du rut 2001	8	8	50% (8/16)	75% Et 75%	CMA-05	Adulte	4	50%			> 7	> 4																																																																										
					CMA-02	Adulte	2	25%					Cohorte de 2003 née du rut 2002	13	10	68,4% (13/19)	90% Et 69,2%	CMA-02	Adulte	7	70%	41,4%	25,6%	5	8	CMA-03	Adulte	1	10%	0%	2,7%	CMA-01	Adulte	1	10%	48,8%	60,1%	Cohorte de 2004 née du rut 2003	11	9	84,6% (11/13)	77,7% Et 63,6 %	CMA-03	Adulte	2	28,6%	36,7%	48,4%	4	8	CM0-02	3 ans	2	28,6%	0%	0%	CMA-05	Adulte	2	28,6%	16,3%	22,8%	CM0-03	3 ans	1	14,3%	0%	0%	Cohorte de 2005 née du rut 2004	15	10	88,2% (15/17)	90% Et 60%	CMA-03	Adulte	4	44,4%	100%	98,7%	3	4	CM0-02	4 ans	4	44,4%	0%
Cohorte de 2003 née du rut 2002	13	10	68,4% (13/19)	90% Et 69,2%	CMA-02	Adulte	7	70%	41,4%	25,6%	5	8																																																																										
					CMA-03	Adulte	1	10%	0%	2,7%																																																																												
					CMA-01	Adulte	1	10%	48,8%	60,1%																																																																												
Cohorte de 2004 née du rut 2003	11	9	84,6% (11/13)	77,7% Et 63,6 %	CMA-03	Adulte	2	28,6%	36,7%	48,4%	4	8																																																																										
					CM0-02	3 ans	2	28,6%	0%	0%																																																																												
					CMA-05	Adulte	2	28,6%	16,3%	22,8%																																																																												
					CM0-03	3 ans	1	14,3%	0%	0%																																																																												
Cohorte de 2005 née du rut 2004	15	10	88,2% (15/17)	90% Et 60%	CMA-03	Adulte	4	44,4%	100%	98,7%	3	4																																																																										
					CM0-02	4 ans	4	44,4%	0%	0%																																																																												
					CMA-05	Adulte	1	11,1 %	0 %	0,1 %																																																																												







## ***12. Publications***



## Extirpation and reintroduction of the Corsican red deer *Cervus elaphus corsicanus* in Corsica

Nicolas Kidjo, Gérard Feracci, Eric Bideau, Georges Gonzalez, César Mattéi, Bernard Marchand and Stéphane Aulagnier

**Abstract** The Endangered Corsican red deer *Cervus elaphus corsicanus* was extirpated from Corsica in the early 1970s, at which time the Sardinian population fell to <250 individuals. The Sardinian authorities agreed to protect this subspecies and to secure its reintroduction in Corsica, a natural choice, considering ethological and historical descriptions. Since the beginning of 1985, when the first deer destined for captive breeding and eventual reintroduction arrived in Corsica, the population increased from 13 Sardinian founders to 106 captive animals under constant monitoring in three enclosures (Quenza, Casabianda and Ania di Fium'Orbu). The sites of Quenza, Chisà and Santo Pietro di Venaco were selected by the Regional Nature Park of Corsica

for the reintroduction into the wild that began in 1998. Currently the size of the whole Corsican population is c. 250 individuals. These deer are still closely monitored and studied, both in enclosures and in the wild, to secure the long-term conservation of this subspecies. The Corsican and Sardinian populations together now total slightly >1,000, and the subspecies could therefore be downgraded to Near Threatened on the IUCN Red List.

**Keywords** Captive breeding, *Cervus elaphus corsicanus*, Corsica, Endangered, red deer, reintroduction, Sardinia.

### Introduction

Information from early publications (Fitzinger, 1874; Lydekker, 1898; Miller, 1912; Joleaud, 1925; Ellerman & Morrison-Scott, 1951) indicates that the Corsico-Sardinian endemic subspecies of the red deer, *Cervus elaphus corsicanus* Erxleben, 1777, has probably been present on Corsica and Sardinia since the end of the Middle Ages (Vigne & Marival-Vigne, 1988). Two hypotheses have been proposed concerning the arrival of red deer on Corsica and Sardinia: (1) Migration of a small species of red deer from Italy, at the maximum marine Würmian regression, which then survived until the present day in Sardinia and Corsica (Stasi & Regalia, 1904; Joleaud, 1926). (2) An introduction by the Romans in

Sardinia, where remains of red deer dating from the end of the Nuragic period (8th-7th century BC) have been found (Vigne & de Lanfranchi, 1981); red deer from either Sardinia or the continent were then introduced to Corsica, where the earliest identified fossils (at Castellu) have been dated to the 6th century BC (Vigne, 1988).

Other bone remains dated to the 14th century AD were discovered in the medieval city of Bonifacio and at the Genoese tower of Castello d'Istria on Corsica (Gauthier & Thibault, 1979). Giustiniani recorded red deer in his 1530 description of Corsica (Giustiniani, in Letteron, 1887), and the species is depicted being hunted by a dog on Licinius' 1560 map of Corsica. The Corsican word *cervu* (deer) is associated with several places on the island, e.g. Cervione, Punta di u Cervu, Casa di a Cirvanecchia and Piedicerviu. In 1756 Buffon described the Corsican deer, pointing out morphological differences with the continental species. The presence of red deer in Corsica was reported by a local survey in the valley of the Golo river in 1802, and later by Galetti (1863) and Fertou (1898, 1899).

### Description of *Cervus elaphus corsicanus*

Morphological, biological and ecological differences between Corsican and continental red deer are slight, and support the hypothesis of a relatively recent colonization of Corsica. The main characteristics of *Cervus elaphus corsicanus* are a smaller size (Buffon, 1756; Erxleben, 1777), with a shoulder height of 75-

**Nicolas Kidjo** (Corresponding author) Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, Institut National de la Recherche Agronomique, B.P. 52627, 31326 Castanet Tolosan, France, and Université Pascal Paoli, UFR de Sciences et Techniques, B.P. 52, 20250 Corte, France. E-mail kidjo@toulouse.inra.fr

**Gérard Feracci** and **César Mattéi** Parc Naturel Régional de Corse, 2 Rue du Major Lambroschini, 20184 Ajaccio, France.

**Eric Bideau**, **Georges Gonzalez** and **Stéphane Aulagnier** Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, Institut National de Recherche Agronomique, B.P. 52627, 31326 Castanet Tolosan, France.

**Bernard Marchand** Université Pascal Paoli, UFR de Sciences et Techniques, Campus Grossetti, BP 52, 20250 Corte, France.

Received 16 December 2005. Revision requested 24 April 2006. Accepted 3 August 2006.

90 cm for females (Cetti, 1774; Miller, 1912; Von den Driesch & Boessneck, 1974), and 80-110 cm for males (Vigne, 1988), a stockier morphology with notably shorter legs (Buffon, 1756; Cetti, 1774), the presence of a single tine (Gervais, 1854; Joleaud, 1913, 1925; Vigne, 1988), and a darker coat, especially in winter (Fitzinger, 1874; Lydekker, 1898; Miller, 1912).

According to Vigne (1988) the Corsican red deer belongs to the *Cervus elaphus* L. species, and clearly differs from the North African *Cervus elaphus barbarus* Bennett, 1833, contrary to the opinion of several authors, including Corbet (1978). The reversibility of some characters indicate an ongoing evolution of a phenotype that resulted from insular isolation after a relatively recent immigration (Vigne, 1992). Genetic studies, however, based on the complete mitochondrial cytochrome b gene (Ludt et al., 2004; Pitra et al., 2004) indicate the existence of a North African/Corsico-Sardinian clade that represents at least a subspecies differing from all other European deer.

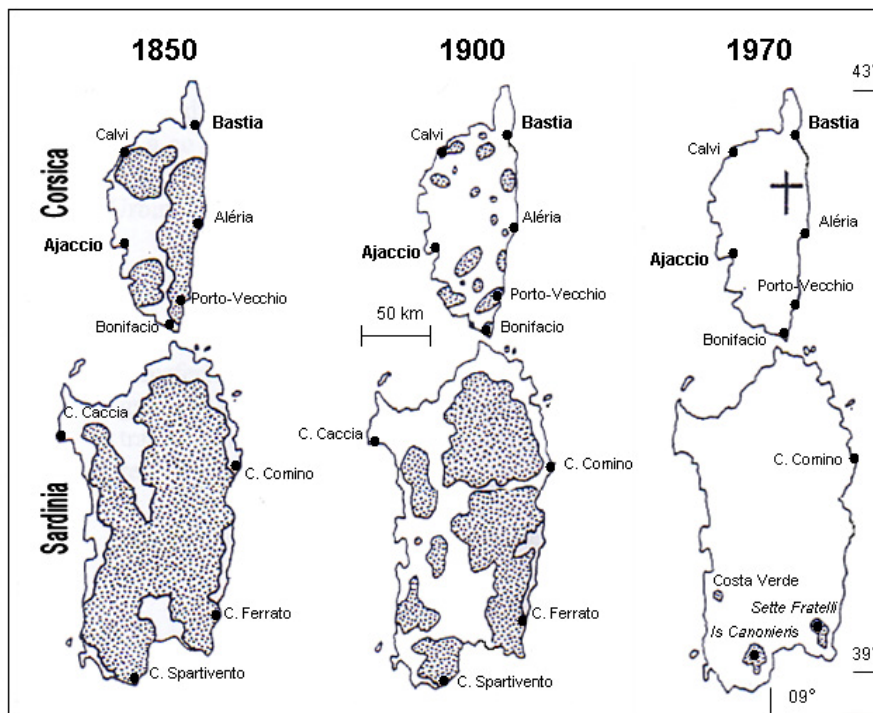
### Decline of the Corsican deer populations

An 1802 survey recorded the presence of red deer in the area of the Golo valley (Corte, Luggo di Nazza, Moita, Pancheraccia, Prunelli, Ventiseri, Pietroso, Vezzani and Calenzana) and, according to Vigne (1983), the species was thought to have been distributed throughout Corsica in the 19th century. Extinction was later reported from several regions

(Fig. 1): the Porto-Vecchio and Cagna areas in 1900, the Fango valley in 1910, the district of Vezzani in 1920, Castagniccia in 1939, Ghisoni in 1940, and the low district of Solenzara in 1958 (Vigne & Marinval-Vigne, 1988).

Hunting was the main cause of local extinctions and the last remaining population was restricted to the north-eastern coastal area by the 1930s (Vigne & Deméautis, 1987). Habitat loss because of human activities such as scrub clearance and vine cultivation, as well as heavy hunting by the Italian and Allied armies during World War II, dramatically reduced this last population. Hunting, already restricted to 1 day per year, was legally halted in 1948. In 1950 an unpublished report described the red deer population as restricted to Pinia forest, south of Urbinu pond; Degos (1958) reported the survival of only 8-10 deer. Seven years later, poaching had further reduced the population in Pinia forest to two males, one female and a calf (Chartron, 1968; Degos, 1968). As the Pinia forest was intended to be transformed for agricultural and tourism purposes, Degos (1958) suggested transferring the remaining animals to the protected area of Casabianda. Unfortunately, capture attempts by enclosures and nets failed in 1960, 1961 and 1968, and the Pinia forest was designated a hunting reserve. The Corsican red deer was finally extirpated in 1970 (Jenkins, 1972; Gauthier, 1979; de Beaufort & Maurin, 1983).

In Sardinia there were populations of red deer in all five provinces until the beginning of the 20th century (Schenk, 1976).



**Fig. 1** Decline in range of the Corsican red deer in Corsica and Sardinia from 1850 to 1970 (after Deméautis, 1984).

During 1900-1920 the size of the populations decreased dramatically, although their distribution diminished only slightly. Later, in reports for WWF Italy, Jenkins (1967, 1968) recorded only 200 animals ranging over 20,000 ha: 10 in Costa Verde, 60-80 in Sette Fratelli- Castiadas, and 80-120 in Capoterra-Monte Arcosu. The decline was due to severe hunting, poaching and habitat loss resulting from agricultural changes and building activity. Following a further report by WWF Sardinia, conservation measures, such as the creation of protected areas, the monitoring of the size and distribution of populations and captive breeding, were initiated by the Azienda Foreste Demaniali della Regione Sarda. In 1975 Massoli-Novelli (1976) estimated, by counting rutting males, a total population of 150-200 individuals. By capturing some deer in cage traps (Leoni, 1978b) and subsequent captive breeding, Sardinia averted the extinction of *Cervus elaphus corsicanus* and thus made possible its later translocation to Corsica (Leoni, 1985).

### Captive breeding in Corsica

Soon after the extirpation of *Cervus elaphus corsicanus* from Corsica a reintroduction was planned using the Sardinian populations. In 1975 M. Leoni of the Parc Naturel Régional de Corse and R. Massoli-Novelli of the University of Cagliari, Sardinia, prepared the first bilateral project. Several French authorities were invited to join: the Directorate of Nature Conservation, the Regional Council, the local Directorate of Agriculture, the National Office of Forests, the National Hunting Office, and the Hunters' Union. The aim was to have populations of Corsican red deer on both islands to guard against any stochastic events such as disease epidemics (Gindre, 1978). A long-term agreement of reciprocal translocations was considered necessary to reduce

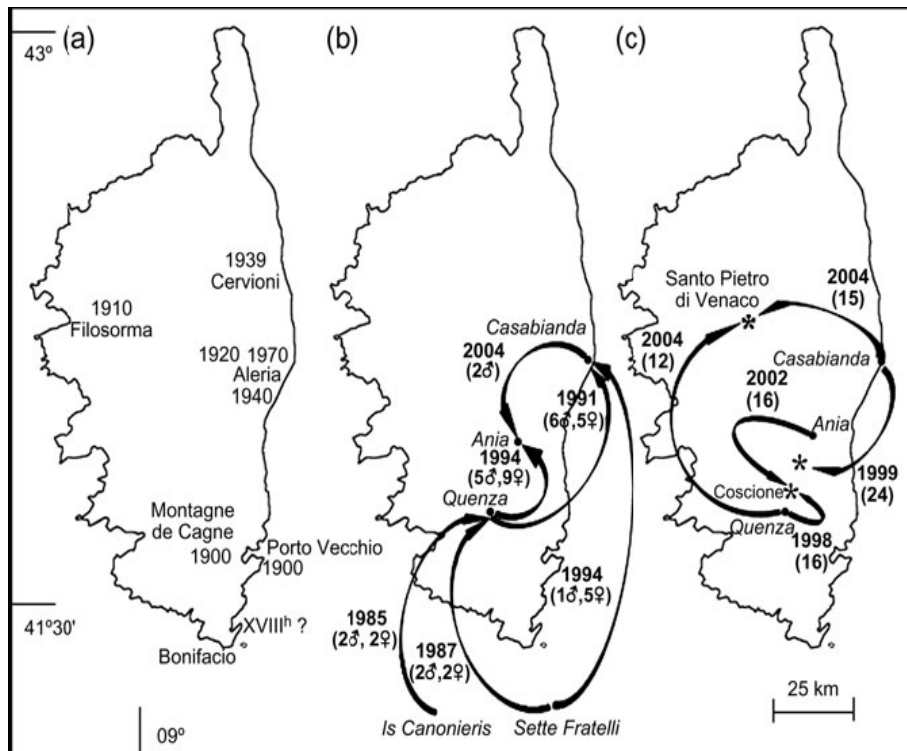
inbreeding in populations on both islands (Leoni, 1978b). Representatives of various authorities visited Corsica and Sardinia to define the reintroduction scheme (Leoni, 1978a,b, 1980).

The Corsican captive breeding programme started with the creation of an enclosure at Quenza, on the southern slope of the Incudine mountain (Table 1). Later, two additional enclosures were established, in 1991 at Casabianda, on the eastern plain, and in 1994 at Ania, in the mountainous area of Fium'Orbu (Fig. 2). In November 1985 four deer were captured and anaesthetized in the Sardinian enclosure of Is Canonieris and released in Quenza (Table 2), but the adult male died soon after. In November 1987 four deer were brought to Quenza from the Sardinian enclosure of Sette Fratelli (Roux & Dubray, 1988). Deer were successively released in Casabianda and Ania di Fium'Orbu (Table 2), and one male was translocated back to Sardinia (Feracci, 2000). From, respectively, 3 and 4 founders in Quenza, 11 and 6 in Casabianda and 14 in Ania di Fium'Orbu, the three populations steadily increased and were artificially restricted to c. 35 deer in Quenza and Ania di Fium'Orbu, and 50 deer in Casabianda (Fig. 3), equating to densities of up to 3.2 deer ha<sup>-1</sup>.

However, since 1997 the reproductive rate has been irregular, and in 2001 the Regional Nature Park of Corsica, in charge of the reintroduction programme, initiated a comprehensive study to identify the behavioural, genetic and ecological determinants of breeding success of the Corsican deer in captivity (Gonzalez & Kidjo, 2002). This information will orientate the management of the captive populations and future reintroductions. It is planned that the number of deer, population structure and genetic diversity will be adjusted to maximize the fecundity of females and the survival of offspring. A survey in 2002 (Boutier & Kidjo, 2002) showed that the vegetation in the three enclosures is different to the

**Table 1** Main features of the three Corsican enclosures (Fig. 2) established for the captive breeding programme (Boutier & Kidjo, 2002)

Enclosure	Location	Area (ha); altitude (m)	Soil	Vegetation
Quenza	Alta Rocca in S. Corsica	13; 800	Abundant litter interspersed with blocks of granite	Belongs to the Supra-Mediterranean stage. Green oak <i>Quercus ilex</i> , strawberry tree <i>Arbutus unedo</i> , heath tree <i>Erica arborea</i> , pines <i>Pinus</i> sp. & ash <i>Fraxinus</i> sp.
Casabianda	Coastal plain in N. Corsica	18; 0	Flat, dry & dense, covered by poor litter, rises above Quaternary alluvia	Belongs to the lower Meso-Mediterranean stage. Narrow-leaved cistus <i>Cistus monspelliensis</i> , heath tree & cork-oak <i>Quercus suber</i> are dominant.
Ania	Fium'Orbu in N. Corsica	15; 400-500	Usually thin, sometimes gives way to granite out-crops, blocks or gravels	Belongs to the upper Meso-Mediterranean stage. Dense heath tree & strawberry tree, & sparse maritime pines <i>Pinus pinaster</i> . Chestnut-trees <i>Castanea sativa</i> occur in the southern part of the enclosure.



**Fig. 2** Extinction and reintroduction of the Corsican red deer in Corsica. (a) Dates of red deer extinctions in various parts of Corsica. (b) Location of the three enclosures for the captive breeding programme and founding events, showing the date and number of animals. (c) Location of Corsican red deer reintroductions in three areas in Corsica, showing the origin of the reintroduced individuals, dates of reintroduction and the number of animals released.

original because grazing by an increasing number of deer is preventing regeneration. At Quenza several species selectively eaten by deer, such as hairy thorny broom *Calycotoma villosa* and Etruscan honeysuckle *Lonicera etrusca*, have decreased dramatically in numbers since a 1994 survey (Maillard & Casanova, 1994; Maillard et al., 1995). A similar decrease in dog rose *Rosa canina* and bramble *Rubus* sp. numbers is reported from Casabianda, where Finidori (2000) compared vegetation inside and outside the enclosure. Grain and hay have been regularly provided for the deer in the last few years to allow some regeneration. For the same purpose, grasslands were recently created in the enclosures.

**Reintroductions**

Prior to reintroduction in the wild, suitable sites were chosen according to the ecological requirements of the deer (Dèmeautis, 1984), as well as local socio-economic and cultural constraints (Dubray, 1989, 1990). From 1998 to 2004 four reintroductions were carried out in three localities (Fig. 2, Table 3). Each time at least five animals were fitted with radio collars and then located daily by staff of the Regional Nature Park of Corsica. This monitoring was used to assess the home ranges of female groups. It also revealed the higher dispersal rate of males, which often moved away from the release site.

**Table 2** Translocations of captive Corsican red deer among Sardinian and Corsican enclosures (Fig. 2) within the scope of the captive breeding programme (Feracci et al., 2000, 2002, 2003, 2004), showing the number and origin of all reintroduced deer, and the date of translocation.

Original enclosure	Site where deer reintroduced			
	Quenza (Corsica)	Casabianda (Corsica)	Ania (Corsica)	Sette Fratelli (Sardinia)
Is Canonieris (Sardinia)	Nov. 1985: 4 (1 5-year ♂*, 1 3-year ♀ & 2 yearlings)			
Sette Fratelli (Sardinia)	Nov. 1987: 4 (2 ♀, 6 & 3 years; 2 ♂, 1 yearling & 1 calf)	Nov. 1994: 6 (1 ♂ & 5 ♀)		
Quenza (Corsica)		1991: 11 (3 adult ♂, 5 adult ♀ & 3 ♂ calves)	1994: 14 (1 adult ♂, 6 adult ♀, 4 ♂ & 3 ♀ calves)	
Casabianda (Corsica)			Mar. 2004: 2 adult ♂	Nov. 1994: 1 adult ♂

\* The adult male was found dead some days later

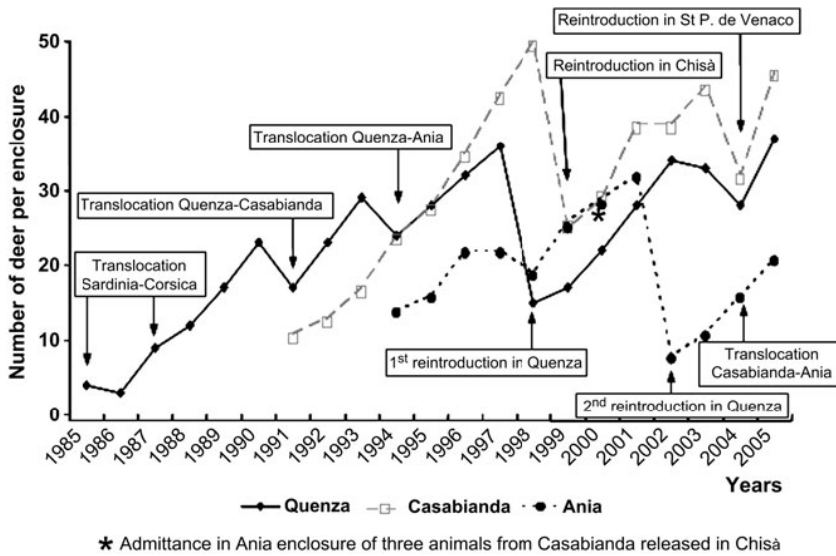


Fig. 3 Growth of the three captive populations of Corsican red deer in Corsica including founding and reintroduction events (Is Canonieris and Sette Fratelli are the two Sardinian origins, for Corsican localities see Fig. 2).

Each year since 1998 females with calves have been observed in the wild, mainly by Park staff, and the population appears to be increasing. Presently the size of the whole population of Corsican red deer in Corsica is c. 250 individuals (including both captive and wild animals).

With the yearly expansion of the deer’s range some damage to meadows and crops has been reported in Asinao valley, and four requests for damage compensation have been deposited with the local agriculture authorities (Feracci *et al.*, 2000, 2002, 2003). The population in this valley is estimated to number c. 100 deer (Feracci *et al.*, 2004), which is the carrying capacity of the area estimated by Levadoux (2000) on the basis of the natural vegetation of the valley. Matching population growth with human activities and impact on the environment is the challenge for the future of this reintroduction.

**Discussion**

The subspecies *Cervus elaphus corsicanus* is categorized as Endangered on the IUCN Red List (IUCN, 2007) on the basis that the population is <250

mature individuals (IUCN, 2001). However, this assessment was made in 1996 (IUCN, 2007). Based on our data and on the growth of the Sardinian population (Toso, 2002) the subspecies could be downgraded to Near Threatened (population size slightly .1,000 mature individuals; IUCN, 2001). It is listed in Appendix II of the Bern Convention (entered into force in 1979, ratified by France in 1990), as well as in Appendices II and IV of the European Community’s Habitats Directive (no. 92/43/CEE). In French law hunting of this deer is authorized by the decree of 26 June 1987 but departmental decisions, renewed annually in northern and southern Corsica, prohibit killing, capture, transport and trade of this species.

From an early recognition of the need to restore Corsican red deer populations to Corsica, the subspecies is again wild on both Sardinia and Corsica and in at least five separate locations (excluding the five captive populations). The expansion of the reintroduced populations, and thus the survival of the subspecies, now relies on public awareness and support, as well as on further studies to improve captive breeding and reintroduction processes (four

**Table 3** Reintroductions of Corsican red deer into the wild within Corsica (Fig. 2), with the original enclosure, number and type of released individuals, and status of the reintroduced population in 2004 (Feracci *et al.*, 2000, 2002, 2003, 2004).

Original enclosure	Asinao	Chisà	Santo Pietro di Venaco
Quenza	3 Feb. 1998: 11 (1 ♂, 8 ♀ & 2 calves) 26 Feb. 1998: 8 ♂		18 Mar. 2004: 12 (3 ♂, 1 ♀ & 8 ♂ yearlings)
Casabianda		24 Feb. 1999: 24 (6 ♂, 12 ♀, 2 ♂, 2 ♀ yearlings & 2 calves)	15 Mar. 2004: 15 (4 ♀, 2 ♂ yearlings, 4 ♀ yearlings & 5 calves)
Ania	13 Feb. 2002: 16 (7 ♂, 7 ♀ & 2 calves)		
<i>Total estimated population, with area &amp; altitude</i>	100 over 6,700 ha at 590 -2,040 m	60 over 6,500 ha at 20-1,800 m	40 over 400 ha at 800-2,200 m

reintroductions are planned for the next 5 years in the scope of an EU Life-Nature project). These studies include investigating reproductive success in relation to habitat and population structure in the enclosures. In the wild, studies will focus on investigating patterns of spatial use, feeding habits and the ecological characteristics of the subspecies' preferred habitat, and evolution of genetic polymorphism.

## Acknowledgements

Initiated by the Parc Naturel Régional de Corse (PNRC), this reintroduction programme involves many partners and participants. We particularly thank all authors of unpublished reports, as well as PNRC scientists and technicians. We also thank M. Salotti and E. Pereira for information and review, and our Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) colleagues for discussions and support. NK was funded by the Direction Régionale de l'Environnement, the Office de l'Environnement de la Corse, PNRC, and the INRA.

## References

- Boutier, C. & Kidjo, N. (2002) *Etude détaillée de la végétation des enclos à cerfs (Quenza, Casabianda et Ania)*. Unpublished Report. Université Pascal Paoli, Corte & Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Buffon, M. (1756) *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du cabinet du Roi Volume VI*. Imprimerie Royale, Paris, France.
- Cetti, F. (1774) *I quadrupedi di Sardegna*. G. Piatolli, Sassari, Italy.
- Chartron, J.C. (1968) *Reprise des cerfs de Corse*. Unpublished Report no. 5012. Direction Départementale de l'Agriculture, Ajaccio, France.
- Corbet, G.B. (1978) *The Mammals of the Palaearctic Region. A Taxonomic Review*. British Museum (Natural History), London, UK.
- de Beaufort, F. & Maurin, H. (1983) *Livre rouge des espèces menacées en France. Tome 1: Vertébrés*. Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
- Degos, G. (1958) *Enquête sur le Cerf de Corse*. Unpublished Report no. 3 967/RE 30 Décembre. Direction Générale des Eaux et Forêts, Ajaccio, France.
- Degos, G. (1968) *Rapport sur les opérations de reprise de Cerf de Corse*. Unpublished Report. Direction Départementale de l'Agriculture, Ajaccio, France.
- Deméautis, G. (1984) *Cervus elaphus corsicanus: rapport de mission. Synthèse bibliographique et projet d'étude. 4 tomes*. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Dubray, D. (1989) Réintroduction du cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) en Corse: problématique et état actuel de l'opération. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*, **132**, 27–33.
- Dubray, D. (1990) Réintroduction du cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) en Corse: problématique et état actuel de l'opération. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **Supplément 5**, 135–144.
- Ellerman, J.R. & Morrison-Scott, T.C.S. (1951) *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946*. British Museum (Natural History), London, UK.
- Erxleben, J.C.P. (1777) *Systema regni animalis per classes, ordines, genera, species, varietates cum synonymia et historia animalium: Classis I. Mammalia*. Impensis Weygandianis, Lipsiae, Germany.
- Feracci, G. (2000) *Projet de réintroduction du cerf de Corse*. *Courrier de la Nature*, **182**, 29–30.
- Feracci, G., Orsetti, F., Fererri, G., Vittori, G., Torre, J. & Pietri, J. (2000) *Programme d'élevage et de relâcher du cerf de Corse (Cervus elaphus corsicanus)*. *Etat d'avancement décembre 2000*. Unpublished Report. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Feracci, G., Orsetti, F., Fererri, G., Vittori, G., Torre, J. & Pietri, J. (2002) *Programme d'élevage et de relâcher du cerf de Corse (Cervus elaphus corsicanus)*. *Etat d'avancement avril 2002*. Unpublished Report. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Feracci, G., Orsetti, F., Fererri, G., Vittori, G., Torre, J., Pietri, J. & Kidjo, N. (2003) *Programme d'élevage et de relâcher du cerf de Corse (Cervus elaphus corsicanus)*. *Etat d'avancement avril 2003*. Unpublished Report. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Feracci, G., Orsetti, F., Fererri, G., Vittori, G., Kidjo, N., Pietri, J., Torre, J., Parodin, M.H., Pierrini, P. & Graziani, D. (2004) *Programme d'élevage et de relâcher du cerf de Corse (Cervus elaphus corsicanus)*. *Etat d'avancement décembre 2004*. Unpublished Report. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Ferton, C. (1898) *Sur l'histoire de Bonifacio à l'époque néolithique*. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux, 6<sup>ème</sup> Série*, **53**, 129–150.
- Ferton, C. (1899) *Seconde note sur l'histoire de Bonifacio à l'époque néolithique*. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux, 6<sup>ème</sup> Série*, **54**, 347–367.
- Finidori, S. (2000) *Etude du comportement alimentaire de Cervus elaphus corsicanus dans l'enclos de Casabianda d'avril à juin*. Unpublished Report. Université Pascal Paoli, Corte & Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Fitzinger, L.J. (1874) *Kritische Untersuchungen über die Arten der natü rlichen Familie der Hirsche (Cervi)*. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, **69**, 575–577.
- Galetti, A. (1863) *Histoire de la Corse contenant divers sujets de géographie et d'histoires naturelles*. Imprimerie De Pillot, Paris, France.
- Gauthier, A. (1979) *Enquête bibliographique sur le cerf élaphe sous-espèce corse*. Unpublished Report. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Gauthier, A. & Thibault, J.C. (1979) *Les Vertébrés terrestres actuels éteints en Corse*. *Courrier du Parc de la Corse*, **32**, 13–44.
- Gervais, P. (1854) *Zoologie et paléontologie française: nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France*. A. Bertrand, Paris, France.
- Gindre, R. (1978) *Réintroduction du cerf de Corse*. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*, **21**, 23.
- Gonzalez, G. & Kidjo, N. (2002) *A research project on conservation biology of Corsican red deer (Cervus e. corsicanus)*. *Deer Specialist Group Newsletter*, **17**, 1–3.
- IUCN (2001) *2001 Categories and Criteria (version 3.1)*. IUCN, Gland, Switzerland [http://www.iucnredlist.org/info/categories\_criteria2001, accessed 26 September 2007].
- IUCN (2007) *2007 IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN, Gland, Switzerland [http://www.iucnredlist.org, accessed 26 September 2007].
- Jenkins, D. (1967) *Red Deer in Sardinia. Report to the Italian World Wildlife Fund*. Unpublished Report. WWF, Cagliari, Italy.
- Jenkins, D. (1968) *Il Cervo sardo. Associazione Italiana per il World Wildlife Fund*. Unpublished Report. WWF, Cagliari, Italy.



- Jenkins, D. (1972) The status of red deer (*Cervus elaphus corsicanus*) in Sardinia in 1967. In *Una vita per la Natura*, pp. 173–195. WWF, Rome, Italy.
- Joleaud, L. (1913) Etudes de géographie zoologique sur la Berbérie. I. Les Cervidés. *Revue Africaine*, **56**, 471–499.
- Joleaud, L. (1925) Etudes de géographie zoologique sur la Berbérie. Les Ruminants cervicornes. *Glasnik Hrvatskoga prirodoslovnoga Društva*, **38-39**, 263–322.
- Joleaud, L. (1926) Les mammifères. *Bulletin de la Société des Sciences historiques et naturelles de Corse*, **45**, 35–107.
- Leoni, J. (1978a) *Projet de réintroduction de Cervus elaphus corsicanus en Corse. Mission sarde en Corse: compte rendu.* Unpublished Report. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Leoni, J. (1978b) *Projet de réintroduction en Corse de Cervus elaphus corsicanus. Rapport sur la 2ème mission Sardaigne Corse des 19–24 septembre 1978.* Unpublished Report. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Leoni, J. (1980) *Projet de réintroduction de Cervus elaphus corsicanus en Corse. Rapport de mission du P.N.R.C. en Sardaigne du 29 et 30 octobre 1980.* Unpublished Report. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Leoni, J. (1985) Le cerf de Corse: projet de réintroduction. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*, **94**, 18–20.
- Letteron, A. (1887) Société des Sciences Historiques et Naturelles de la Corse. *Annales de Bencherò, ancien podestat de Bastia*. Ve E. Ollagnier, Bastia, France.
- Levadoux, D. (2000) *Estimation de la capacité d'accueil de l'aire de répartition d'une population de cerfs réintroduite dans la vallée de l'Asinao (Corse du Sud).* Unpublished Report. Université Pascal Paoli, Corte & Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Ludt, C.J., Schroeder, W., Rottmann, O. & Kuehn, R. (2004) Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **31**, 1064–1083.
- Lydekker, R. (1898) *The Deer of All Lands. A History of the Family Cervidae Living and Extinct.* Rowland Ward, London, UK.
- Maillard, D. & Casanova, J.B. (1994) Appétence du cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) pour des arbres, arbustes et arbrisseaux méditerranéens. *Mammalia*, **58**, 371–381.
- Maillard, D., Casanova, J.B. & Gaillard, J.M. (1995) Dynamique de l'abrutissement dû au cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) sur la végétation des enclos du parc de Quenza (Corse). *Mammalia*, **59**, 363–372.
- Massoli-Novelli, R. (1976) Attuale distribuzione del cervo Sardo del muflone Sardo in Sardegna, e loro prospettive di tutela. *Ricerche di Biologia della Selvaggina*, **7**, 475–490.
- Miller, G.S. (1912) *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia), in the Collections of the British Museum. British Museum (Natural History)*, London, UK.
- Pitra, C., Fickel, J., Meijaard, E. & Groves, C. (2004) Evolution and phylogeny of old world deer. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**, 880–895.
- Roux, D. & Dubray, D. (1988) Le cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*): une seconde réintroduction en Corse. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*, **125**, 12–14.
- Schenk, H. (1976) *Analisi della situazione faunistica in Sardegna. Uccelli e Mammiferi.* In *S.O.S. Fauna, Animali in Pericolo in Italia*, pp. 465–556. World Wildlife Fund, Rome, Italy.
- Stasi, P.E. & Regalia, E. (1904) Grotta Romanelli (Castro, Terra d'Otranto), stazione con faune interglaciali calda e di steppa (nota preventiva). *Archivio per l'Antropologia e l'Emologia*, **34**, 17–81.
- Toso, S. (2002) Cervo – *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758. In *Mammiferi d'Italia: Quaderni di Conservazione della Natura*, **14**, 253–255.
- Vigne, J.D. (1983) *Les mammifères terrestres non volants du postglaciaire de Corse et leurs rapports avec l'homme: étude paléoethno-zoologique fondée sur les ossements.* PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris, France.
- Vigne, J.D. (1988) Les mammifères post-glaciaires de Corse: étude archéozoologique. *Gallia Préhistoire, Supplément* **26**, 141–153.
- Vigne, J.D. (1992) Zooarchaeology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last ice age. *Mammal Review*, **22**, 87–96.
- Vigne, J.D. & Deméautis, G. (1987) Le cerf élaphe (*Cervus elaphus*). In *Les Mammifères en Corse, espèces éteintes et actuelles*, pp. 131–137. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Vigne, J.D. & de Lanfranchi, F. (1981) Nouvelles données sur l'origine du cerf de Corse et de Sardaigne. *Bulletin de la Société Préhistorique Française, Compte Rendu de Séance mensuelle*, **78**, 105–106.
- Vigne, J.D. & Marival-Vigne, M.C. (1988) Contribution à la connaissance du cerf de Corse (*Cervus elaphus*, Artiodactyla, Mammalia) et de son histoire. *Bulletin d'Ecologie*, **19**, 177–187.
- Von den Driesch, A. & Boessneck, J. (1974) Kritische Anmerkungen zur Widerristhöhenberechnungs aus Längenmessungen vor- und frühgeschichtlichen Tierknochen. *Säugetierkundliche Mitteilungen*, **40**, 325–348.

### Biographical sketches

Nicolas Kidjo is currently studying the ecology, behaviour and genetics of captive bred Corsican red deer. The project aims to improve knowledge of the biology of this subspecies, determine the origins of the variability of demographic parameters, and record morphological and genetic characteristics of individuals, vegetation use and habitat characteristics. Gérard Feracci and Cesar Mattéi are working for the Parc Naturel Régional de Corse, the former heading the Park's wildlife project, the latter focusing on the conservation of the Mediterranean mouflon. Eric Bideau and Georges Gonzalez are studying behaviour, management and conservation of ungulates in Western Europe. In particular, they are involved in conservation projects in protected areas. Bernard Marchand has conducted research on parasites of vertebrates, mainly helminths, in Western Africa and the Mediterranean. Stéphane Aulagnier's research focuses on the evolutionary biology and conservation of Palaearctic mammals.



**VOCAL BEHAVIOUR IN THE ENDANGERED CORSICAN DEER,  
DESCRIPTION AND PHYLOGENETIC IMPLICATIONS**

Nicolas Kidjo<sup>\*</sup>, Bruno Cargnelutti<sup>\*</sup>, Benjamin D. Charlton<sup>§</sup>, Christian Wilson<sup>§</sup> & David Reby<sup>§‡</sup>

<sup>\*</sup> *Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, INRA, Toulouse, France*

<sup>§</sup> *Centre for Mammal Vocal Communication Research, Department of Psychology, University of Sussex, BN1 9QH, Brighton, UK.*

<sup>‡</sup> *Corresponding author: [reby@sussex.ac.uk](mailto:reby@sussex.ac.uk)*

**ABSTRACT**

Here we present the first description of the vocal behaviour of the Tyrrhenian subspecies of red deer, the Corsican deer. Vocalisations from calves, hinds and stags were recorded, and their acoustic characteristics were analysed in order to contrast these with published data characterising central European red deer hind and calve contact calls and Scottish red deer stag mating calls. We found that the vocal repertoire of Corsican deer was very comparable with that of central European and Scottish red deer, with the exception of one call type, the harsh roar, absent in the Corsican deer repertoire. Because Corsican deer are the smallest subspecies of red deer, we expected calls to be characterised by higher spectral components. However, while male roars did have higher vocal tract resonances, consistent with a shorter vocal tract, we found that the fundamental frequency (F0) was much lower than predicted, in fact the lowest recorded in any studied red deer subspecies. We also found a strong sexual dimorphism in F0, with male calls approximately twice as low as female calls, suggesting that the low F0 observed in Corsican male roars is a result of sexual selection for lower-pitched males. The results of this study emphasise the phenotypic originality of Corsican deer, and strengthen the case for its conservation. We also argue that future studies should compare the vocal behaviour of Corsican deer with that of other circum-Mediterranean populations.

## INTRODUCTION

Over the last 30 years, the vocal behaviour of red deer (*Cervus elaphus*) has arguably received more attention than that of any other large non-primate terrestrial mammal (Clutton Brock & Albon 1979, McComb 1987, Fitch & Reby 2001, Reby & McComb 2003a, Charlton *et al.* 2007). While early investigations focussed on the rate of roaring as an indicator of resource holding potential (Clutton Brock & Albon 1979, McComb 1987), more recently several studies have investigated the acoustic properties of male roars (Reby & McComb 2003a) and the function of specific acoustic components in the context of male competition (Reby *et al.* 2005) and female choice (Charlton *et al.* 2007). These bioacoustics studies have benefited from the application to the vocal signals of nonhuman mammals of the source–filter theory of voice production. This theoretical and methodological framework separates acoustic components according to their place of production: the fundamental frequency is determined by the vibration of the vocal folds in the larynx or “source”, and the formant frequencies or vocal tract resonances are determined by the shape of the supralaryngeal vocal tract – or “filter”, Fant, 1960). Moreover, dedicated voice analysis and re-synthesis tools enable the independent identification, quantification and modification of either source and/or filter-related acoustic components in mammal vocal signals. The application of this framework to the roars of red deer stags has shown that the fundamental frequency is not a reliable indicator of body size or age, though subadult stags have a higher fundamental frequency than adult stags (Reby & McComb, 2003a). In contrast, vocal tract resonances (or formant frequencies) provide an honest indication of body size in the rutting vocalisations of males (Reby & McComb, 2003a): roars of larger stags have lower formant frequencies. Playback experiments have shown that red deer stags use these formants frequencies during male-male contests, and that receivers adjust the vocal tract resonances in their own replies in relation to what they hear (Reby *et al.* 2005). Oestrus red deer females have also been shown to prefer roars where lower formants indicate larger stags (Charlton *et al.* 2007). Finally, anatomical investigation have shown that red deer (and also fallow deer, *Dama dama*) males have a descended and mobile larynx, an anatomical innovation that most mammals (including non-human primates) lack, and which enables males of these species to produce vocal tract resonances normally characteristic of larger animals (Fitch & Reby, 2001; McElligott *et al.* 2006). This ability to extend the vocal tract during roaring has been attributed to a selection for acoustic size exaggeration (an analogue to piloerection as visual size exaggeration, Fitch & Reby 2001).

Most of the research on red deer vocal behaviour has focussed on Scottish *C. e. scoticus* (stags roars: Reby & McComb 2003a) and central European *C. e. hippelaphus* (hinds and calves contact calls: Vankova & Malek, 1997) populations. In contrast, very little is known about the vocal behaviour of Mediterranean subspecies of red deer: the Iberian deer *C. e. hispanicus*, the Barbary deer *C. e. barbarus*, and the Corsican deer *C. e. corsicanus*. The possible effect of variation in size, reproductive strategies and habitat on the vocal behaviour of these subspecies therefore remains to be investigated. The aim of this paper is to describe the vocal behaviour of one of these subspecies, the Corsican deer.

Corsican deer colonised the Corsico-Sardinian (Tyrrhenian) Islands relatively recently, first appearing in Sardinia during the second half of the holocene (Vigne et al. 1997) and in Corsica during classical antiquity (Vigne 1988). Recent genetic studies (Hajji et al. 2008) suggest that Corsican deer might have originated with the introduction of individuals from a population of small sized deer in mainland Italy, such as the Mesola wood population. Work based on mitochondrial DNA and microsatellite loci also shows that Corsican and Barbary deer are closely related (Ludt & al, 2004, Pitra et al. 2004, Hajji et al. 2008), and it has been suggested that North African red deer may in fact originate from introduced Tyrrhenian animals (Hajji et al. 2008). While some prefer to characterise the Corsican deer as an eco-phenotype (Vigne 1983, Vigne & Marival 1988), it is generally accepted that while it is not the product of a long independent evolution, Corsican deer's insular history has led to sufficient morpho-phenotypic specificities for it to be considered a subspecies of red deer (Demeautis, 1984).

Studies of the morphology and biology of the Corsican population of Corsican deer are unfortunately rather dated (18<sup>th</sup> and 19<sup>th</sup> centuries) or subsequent to its recent extinction from Corsica. The following characteristics distinguish it from central European red deer: a smaller size (Buffon, 1756, Erxleben 1777) between 75 and 90 cm shoulder height for hinds (Cetti 1774, Miller 1912, Von den Driesch & Boessneck, 1974) and 80 to 110 cm for stags (Vigne 1988); a more compact morphology, characterised by relatively shorter legs (Buffon 1756, Cetti 1774); the presence of a single brow tine (Gervais 1854, Joleaud 1913 & 1925, Vigne 1988); and a darker coat, especially during the winter (Fitzinger, 1874 ; Lydekker, 1898, and Miller, 1912). More recent studies are based on the analysis of fossil bones and antlers, and on the description of a few naturalised specimens and hunting trophies (Vigne 1983, Demeautis 1984).

Vigne (1983) describes the extant Corsico-Sardinian deer as a small, short-legged red deer with a disproportionately long head. Male average body weight (88kg, Kidjo 2007) is much

lower than that of both Scottish (121 kg for the Rum population, Clutton-Brock *et al.* 1982), and central European (195 kg, Bonnet & Klein 1991) red deer. The same is true of females (Corsican: 60kg, central European: 110 kg) and calves (Corsican: 34 kg, Kidjo 2007; central European: 52.7 kg, Bonnet & Klein 1991). Although dwarfism is characteristic of insular species (Thaler 1973, Vigne 1983, Michaux *et al.* 2002), the low ratio of metapode to condylobasal length is shared by Corsican deer and the insular cervids of the Pleistocene (Vigne 1983, Pereira 2000), differentiating them from both central European and North African cervids (Vigne 1983). Despite these phenotypic singularities, the phylogenetic status of Corsican deer is still a matter of debate. Do they constitute an ecotype, a subspecies, or even a distinct species? How closely related are Corsican deer to red deer populations found in other circum-Mediterranean regions? While genetic analyses are essential for answering these questions, phenotypic studies, including characters aside from skeletal and external morphology, must also be conducted to fully assess the phenotypic originality of this population. In particular, behavioural comparisons have the potential to shed light on the relationship between closely related extant species (Cap *et al.* 2002).

A recent study examining the behaviour of captive populations of Corsican deer did not reveal clear differences with that of central European red deer (Kidjo 2007). However, this work did not examine vocal behaviour. Vocal behaviour is considered to be largely genetically predetermined in terrestrial mammals, and can be particularly useful for identifying and differentiating species (Sueur & Boistel 1998), as well as for reconstructing phylogenies (Macedonia & Stranger, 1994; Cap *et al. in press*). Indeed, while vocal learning is well documented in birds and several orders of marine mammals (and present to some extent in bats), this ability is extremely rare in terrestrial mammals (Janik & Slater 1997), with humans being the only clear example (although recent evidence indicates some vocal learning abilities in Elephants: Poole *et al.* 2005).

The aim of the current study is to provide a detailed description of the most common call types given by Corsican deer, including their contexts of emission and their acoustic structure. We investigate individual variation in the acoustic structure of the most common call type. We then compare and contrast the vocal behaviour of Corsican deer with that of other European populations of red deer. On the basis of previous available studies, for adult males we compare Corsican deer with Scottish red deer (Reby & McComb 2003a) and for calves and females we compare Corsican deer with central European red deer (Vankova & Malek 1997). We also extend the comparison to another cervinae from a different genus, the fallow deer (*Dama dama*), whose vocal behaviour is also well documented (Reby *et al.* 1998, Torriani *et al.* 2006,

McElligott *et al.* 2006, Vannoni & McElligott 2007). While the evolutionary effects of island living on body size in Artiodactyl species (island dwarfism) are well known (Lomolino 1985), its consequences on vocal behaviour are poorly understood. Within the acoustic allometry (Fitch 2000, Fitch & Hauser 2003) framework, we predict that the relatively smaller size of the Corsican red deer, as compared to other closely related cervids, should result in higher frequency components in the spectral acoustic structure of their vocalisations. More specifically, an allometric reduction in length and mass of the vocal folds would be expected to cause an increase in the mean fundamental frequency (Titze 1994), and similarly a shorter vocal tract should increase the frequencies and the frequency spacing of the vocal tract resonances (Fitch 1997; Reby & sMcComb, 2003a).

## METHODS

### a. Study population

Corsico-Sardinian deer populations have been decimated by intensive hunting and habitat reduction over the last two centuries (Feracci 2000). In Corsica, this decline led to the extinction of the population by the end of the 1960's (Demeautis 1984, Leoni 1985). In Sardinia, three small populations of wild-ranging animals have survived: Costa Verde (10 individuals), Sette Fratelli – Castiadas area (around 70 individuals), and Capoterra - Monte Arcosu area (around 100 individuals, Jenkins, 1967, 1968). As part of a re-introduction program aimed at spreading the populations over the two islands (to avoid any critical stochastic effects or catastrophes such as disease epidemic), four captive deer were transferred from the breeding enclosure of Is Canonieris (Sardinia) to Quenza (Southern Corsica) in 1985, followed by four animals from Sette Fratelli in 1987 (Roux & Dubray 1988). Finally, in November 1994, six animals from Sette Fratelli (one male and six females) were released in Casabianda (Northern Corsica). As the population of Quenza regularly increased following the second transfer from Sardinia, in 1991 eleven deer were transferred to set up a population at Casabianda. Audio and video recordings of vocalising Corsican deer were conducted at both Quenza and Casabianda enclosures. Quenza is a 13 ha enclosure located in the Alta Rocca, near the Bavella needles, at an altitude of 800m. The vegetation, which belongs to the supra-Mediterranean stage, is mainly restricted to bushy species: green oak (*Quercus ilex*), strawberry tree (*Arbutus unedo*), heath tree (*Erica arborea*), pine-trees (*Pinus* sp.) and ash-trees (*Fraxinus* sp.) (Boutier & Kidjo, 2002). The Casabianda enclosure (18 ha) is located in the coastal plain at sea level and is part of a national reserve in the Casabianda penitentiary.

Vegetation is typical of the lower meso-mediterranean stage: narrow-leaved cistus (*Cistus monspelliensis*), heath tree and cork-oak (*Quercus suber*) (Boutier & Kidjo 2002). Both populations (Quenza, Casabianda) regularly increased (from 7 and 11 (+6) deer respectively) and were artificially restricted to ca 35 in Quenza and 50 in Casabianda, corresponding to a very high density of 2.8 deer / ha (Kidjo & al 2007). Between 2002 and 2004, the population density changed from 2.55 to 3.27 at Quenza (28 to 36 animals) and from 1.89 to 2.33 at Casabianda (34 to 42 individuals). The sex ratio (estimated as the ratio of females older than 2-years over the number of males older than 5-years of age), changed from 1.13 to 5.50 at Quenza and from 2.83 to 4.33 for Casabianda.

#### b. Audio and video recording

Male mating calls were recorded during the rutting periods (August to October) of 1999, 2001, 2002 and 2004. Female and calf contact calls were recorded in the 4 months following calving (may - June) in 2003 and 2004. Whilst most males and females were identified using coloured neck collars and were of known age (up to 4 years old for males and up to 3 years old for females - older individuals were considered as adults), the sex and identity of the calves were undetermined.

We analysed a total of 383 video clips and extracted 203 sequences of vocalisations from 7 adult males (497 roars), 14 adult females (105 contact calls) and 77 contact calls from an undetermined number of calves (a minimum of 4, as calls were recorded from at least two different calves in each of the 2 enclosures, and a total of 17 calves were present in the enclosures at the time of recording).

At both Quenza and Casabianda, stags roar from the second half of August until the end of October. The peak of roaring activity takes place during the second half of September. Births are spread from early May until early July, and both calf and female contact calls were recorded until late July.

Video sequences were recorded using a Sony DCR-TRV330E digital8 camera mounted on a tripod and transferred onto an Apple Emac using a Canopus ADVC 110 video card. Calls were recorded at distances ranging between 6 and 40 m, using a Telinga pro-III-S microphone and either the digital8 camera (16 bits resolution, 44.1 sampling rate) or a DAT Sony TCD D-7 digital tape recorder (amplitude resolution: 16 bits, sampling rate: 48 kHz). Audio recordings were transferred onto Quadra 950 and G3 apple computers via an Audiomeia 2 soundcard controlled by SoundEdit 16 2.0.



### c. Acoustic Analyses

All acoustic analyses were conducted using PRAAT speech analysis freeware package (Boersma & Weenink, 2007). The overall spectral structure of each vocalisation was initially investigated using narrow band spectrograms. Detailed acoustic analyses were then conducted on female and calve contact calls as well as on males' most common call type, the common roar. The fundamental frequency (F0) contour (see figure 1) was extracted using the To Pitch (CC) command integrated in a purpose-written script. This script returned the call duration and the start, minimum, mean, maximum and end F0 values as well as the number of inflexion points of the frequency contour, and logged these variables automatically in an output text file. The minimum and maximum values for F0 were set according to the F0 contour observed on the spectrogram. Spurious values and octave jumps were corrected manually in the Pitch edit window on the basis of the narrow band spectrogram. In the case of sub-harmonics, the fundamental frequency was systematically chosen over the sub-harmonic frequency. Noisy sections, characterised by energy spread widely and in an irregular fashion across the frequency range, with no evidence of harmonics, were left unmarked. A few calls with entirely noisy sources were left out of the analysis as no meaningful pitch values could be extracted.

The minimum frequency values of the first eight formants (see figure 1) were measured using Linear Predictive Coding (LPC; 'To Formants (Burg)' command in PRAAT. In order to standardise formant measurement the PRAAT output for each entire roar was examined and 10 readings (equivalent to 0.5 seconds at the time step of 0.05 seconds used), from an area where the formants plateau at their minimum values, were selected and the values for each formant frequency averaged. To check if PRAAT was accurately picking and then tracking the formants we compared the outputs with visual inspections of each call's spectrogram and power spectrum (using cepstral smoothing: 200Hz) before using the following formant analysis parameters: time step: 0.05 seconds; window analysis: 0.1 seconds; maximum formant value: 2000 Hz; maximum number of formants: 8; pre-emphasis: 6000 Hz. These average minimum formant frequencies were used to estimate the minimum formant spacing ( $\min\Delta F$ ) achieved during each vocalisation and hence the maximum vocal tract length achieved by the caller during each roar using the method outlined in Reby and McComb (2003a).

#### d. Statistical analyses

T-tests were used to compare acoustic variables in adult male roars (duration, meanF0, maxVTL and inflexion) between Corsican deer and Scottish red deer (Reby & McComb, 2003a) or Fallow deer (Vannoni & McElligott, 2007). We also compared acoustic variables in female contact calls (duration and meanF0) between Corsican deer and central European red deer (Vankova & Malek, 1997) or Fallow deer (Torriani et al. 2006). No statistical tests were performed on the acoustic variables of calf contact calls, as these could not be reliably attributed to individuals. In order to examine individual differences in the acoustic structure of male common roars we applied a Discriminant Function Analysis (DFA) to classify the calls, using the identity of the stag as the group identifier and the acoustic variables as discriminant variables. Both the reclassification (where all the calls, including the one being tested, are used to build the model) and the *leave-one-out* procedure (where a model is built for each call, and all the calls but the one being tested are used for building each model) were applied, and the percentage of correct classification was compared to the chance percentage expected for 7 males (14.3%).

## RESULTS

### **a. Adult males (Table 1)**

#### *Call types and Phonation behaviour*

We recorded two types of vocalisations from the Corsican stags: 191 bouts of common roars (comprising a total of 497 roars) and 12 bouts of chase barks. Chase barks (figure 2) were given by harem holders when chasing young stags or herding females. This series of short barks is homologous to the chase barks observed in Scottish red deer (Reby & McComb, 2003b) both in terms of acoustic structure and apparent function. Roars (figure 3) were given in bouts of 1 to 22 roars (average = 2.6) each lasting between 0.28 and 3.95 seconds ( $1.63 \pm 0.62$ ). As they vocalise, Corsican stags stretch their neck, tilt their head backward and lower their larynges, as observed in the males of European red deer, American wapiti and Fallow deer (Fitch & Reby 2001). The resulting vocal tract extension causes formant frequencies to drop very conspicuously until they reach a lower plateau corresponding to the fully extended vocal tract (see figure 4). Some stags gave roars that were characterised by a non-periodic (chaotic) source, conferring upon them a very harsh quality (figure 5).

### *Acoustic parameters of roars*

Duration and Fundamental frequency: The analysis of the 497 roars from the 7 stags shows that roar duration is not significantly different than in Scottish red deer roars ( $t(62) = 0.51$ ,  $P = 0.61$ ). However roars are significantly longer than fallow deer groans ( $t(21) = 18.33$ ,  $P < 0.0001$ ).  $F0_{\text{mean}}$  is  $40.1 \pm 1.2$  Hz, with an average  $F0_{\text{max}}$  of 52.0 Hz, and an average  $F0_{\text{min}}$  of 32.1 Hz. The lowest fundamental frequency ever measured in any roar among all males is 20.0 Hz, and the highest is 98.7 Hz. The pitch contour is characterised by an average of 6 inflexion points per roar, and typically starts at a frequency approximately 10 Hz higher than the one at which it ends.  $F0_{\text{mean}}$  is very significantly lower than that observed in Scottish red deer roars ( $t(62) = 6.77$ ,  $p < 0.001$ ), but higher than that observed in fallow deer ( $t(21) = 7.37$ ,  $p < 0.0001$ ). The  $F0$  contour is significantly more modulated in Corsican deer than in Scottish red deer, with significantly more inflexions ( $t(62) = 4.05$ ,  $p = 0.0001$ ).

Formant frequencies: roars are characterised by well-defined formant frequencies, which drop at the beginning as the vocal tract is extended by the lowering of the larynx. As in Scottish red deer and fallow deer, formants are unevenly distributed, suggesting that the vocal tract shape departs to some extent from a simple linear tube with a constant cross-section. The second formant is typically less modulated than the others, and the third formant virtually merges with the second formant as it drops. As a result, once the vocal tract is fully extended, the first three formants are clustered in the lower portion of the spectrum, and are separated from the next group of formants by a wide band interval. The analysis of the minimum formant frequency achieved in the first roar of 187 of the 191 bouts of roars, carried out using the first 8 formants shows that the average minimum formant frequency spacing is 256.38 Hz, corresponding to an average apparent vocal tract length of 68.6 cm for our 7 male sample (see details table 1). The average apparent vocal tract length is shorter than that observed in Scottish red deer roars ( $t(62) = 24.04$ ,  $p < 0.0001$ ), but longer than that observed in fallow deer groans ( $t(21) = 14.07$ ,  $p < 0.0001$ ).

### Inter-individual differences in male vocal characteristics:

A Discriminant Function Analysis was performed on the acoustic variables of the first roar of 179 out of 191 recorded bouts. 12 roars with missing data for at least one of the discriminating variables were excluded from the analyses. The DFA enabled the correct re-classification of 78.1 % of the vocalisations (as opposed to the chance percentage = 14.3%). This percentage fell to 65.8% when a more conservative *leave-one-out* cross validation was applied. The

examination of the structure matrix (table 2) suggests that the lower formants (F1 – F4), which are likely to vary with the shape of the vocal tract, are the main contributors to individual differences, followed by the upper formants and the formant dispersion, which are likely to reflect differences in vocal tract length.

### **b. Adult females (Table 3)**

Female contact calls are short, low pitched and mostly periodic vocalisations, with well-defined formants (figure 6). Contact calls are significantly longer than in central European red deer ( $t(20) = 4.11, p = 0.0005$ ) and fallow deer ( $t(26) = 4.34, p = 0.0002$ ) The fundamental frequency contour is typically bell-shaped, but asymmetrical, with a  $F0_{start}$  of 91.1 Hz, peaking at an average  $F0_{max}$  of 102.7 Hz, and slowly decreasing towards an average  $F0_{end}$  of 63.7 Hz.  $F0_{mean}$  (86.7Hz) is significantly lower than in central European red deer hinds ( $t(20) = 3.03, P = 0.007$ ) and dramatically lower than that of fallow deer females contact calls ( $t(26) = 11.9, p < 0.0001$ ).

### **c. Calves (Table 4)**

Calf contact calls are short, very high-pitched and periodic vocalisations (figure 7). The fundamental frequency is too high to highlight the transfer function of the vocal tract, resulting in the absence of visible and/or measurable formant frequencies. As in females, the fundamental frequency contour is typically bell-shaped, but asymmetrical, starting at 658.4 Hz, peaking at 710.2 Hz, and slowly decreasing towards a minimum of 506.5 Hz. While we could not perform statistical tests, the mean and range of calf contact call  $F0$ 's appears to be comparable to that of central European red deer and fallow deer contact calls. The only noticeable difference was in the call duration, with Corsican calf contact calls appearing to be longer.

## **DISCUSSION**

While the phonation behaviour of Corsican deer stags is very similar overall to that of the Scottish and central European red deer, there are some noticeable differences. The most common loud call is a roar given in bouts of several calls, of variable pitch and duration. These roars are exclusively given during the rut, in the presence of male competitors and/or females, and are characterised by a modulation of the formant frequencies, corresponding to

an elongation of the vocal tract caused by lowering of the larynx. These calls are clearly homologous to the Scottish and central European red deer “common roar”, in terms of production, acoustic structure, context of emission, and are likely to serve the same function(s). Although some roars were characterised by a harsher quality (figure 5), due to the presence of inter-harmonic noise, we did not observe any call homologous to the red deer harsh roars. Scottish and central European red deer harsh roars are typically preceded, or followed, by a short series of grunts, and are characterised by low and non-modulated formant frequencies, reflecting the fact that stags extend their vocal tract fully before the onset of the call (Reby & McComb 2003a&b). These two characteristics were not observed in any of the Corsican stags recorded.

The fundamental frequency of male roars is considerably lower than that of the Scottish red deer (Reby & McComb 2003a). While the lowest values of the fundamental frequency are just above the infrasonic range, the signal is harmonically rich (with spectral energy up to 10 kHz) and therefore perfectly audible. The fundamental frequency is mostly below 60Hz for the duration of the roars, making individual glottal pulses audible to human listeners, and thus conferring upon it a pulsed quality (Titze, 1994). This unusually low fundamental frequency may reflect a relative hypertrophy of the larynx in Corsican deer. It could also reflect a specialisation of the shape or histology of the vocal folds, or even the acquisition during development of specific articulation gestures (such as the control of tension and stiffness of the vocal folds).

Preliminary investigations of laryngeal anatomy in this species (2 males and 1 female, Lignereux & Cargnelutti, Pers. Comm.) suggest that the length of the vocal folds in adult males is slightly shorter than in Scottish red deer males (Reby, unpublished data), as expected from the overall size difference between the two subspecies. However, it was noted that the male vocal folds were considerably thicker than the female vocal folds. This observation suggests that a systematic comparison of the anatomy and histology of the vocal folds is needed to understand the biomechanical basis of the difference in F0 observed between the two species.

The fundamental frequency in Corsican deer stag roars is in fact comparable to that of Fallow deer buck groans (Reby et al. 1998; Vannoni & McElligott, 2007). In fallow deer buck groans, the fundamental frequency has been found to be unrelated to body size, but negatively related to dominance rank (Vannoni & McElligott, in prep), a likely by-product of a

relationship between a size-independent attribute of callers and the frequency of their calls. This has led to the suggestion that the low F0 observed in Fallow deer might have evolved as a consequence of intra- or inter-sexual selection for individuals with low frequency groans (Vannoni & McElligott, in prep). Studies investigating the relationship between F0 and phenotype in Corsican deer males, followed by playback experiments, are now required to investigate the function of F0 in Corsican deer sexual communication.

The fundamental frequency of female contact calls is also lower than that of central European red deer hinds contact calls (and much lower than in fallow deer females). Interestingly, we found a strong sexual dimorphism in Corsican deer, with the F0 of female calls being over twice that of male calls. This dimorphism is even stronger in Fallow deer, where female calls are roughly 10 times as high as male calls. This observation reinforces the idea that in both fallow deer and Corsican deer, the low fundamental frequency of males has been sexually selected. Interestingly, among subspecies of red deer, the relationship between body size and fundamental frequency of male calls appears to be the opposite from what we might expect from allometric principles: the very large American wapiti (*Cervus elaphus canadensis*) has the highest fundamental frequency (peakF0 = 2080Hz, Feighny *et al.* 2006), while the relatively small Corsican deer has the lowest. The absence of sexual dimorphism in wapiti's F0 (Feighny *et al.* 2006) suggests that selective forces linked to propagation efficiency rather than female preferences or male competition might be responsible for the observed very high F0. With such a variation in F0 in very closely related species and subspecies, polygynous deer constitute a promising model for comparative studies aimed at understanding what determines the fundamental frequency in mammal vocal signals, by enabling the examination of F0 covariation with reproductive strategies and habitats.

The analysis of formant frequencies shows that both the minimum formant frequency, and apparent vocal tract length are consistent within individuals. This probably reflects the fact that the full extension of the vocal tract is achieved by each male during the majority of roars, and that the lowering of the larynx during roaring is constrained by the sternal attachment of the strap muscles in male deer (Fitch & Reby, 2001). The apparent vocal tract length is shorter than that observed in free ranging Scottish red deer, as expected from the respective size of these species, and much shorter than in French farmed red deer (Reby *et al.* 2006). In addition, the apparent vocal tract length is significantly longer than that observed in fallow deer (McElligott *et al.* 2006; Vannoni & McElligott 2007). Again this would be expected because fallow deer are smaller and do not fully retract their larynx during groaning

(McElligott et al. 2006). Finally, while video footage clearly shows that female Corsican deer have a slightly descended larynx – with a distinct “Adam apple” visible in top ventral position on the neck, the examination of spectrograms of female contact calls did not reveal any strong modulation of the formant frequencies, suggesting that unlike males during roars, females do not perform any large laryngeal movements during contact calls.

In conclusion, independently from the nature (anatomical, physiological or behavioural) of the mechanisms at the basis of the differences between Corsican and Scottish or central European populations, it is very likely that they reflect a genetic differentiation. Indeed, roars of red and sika deer (*Cervus nippon*) hybrids are characterised by an intermediate acoustic structure, even in the absence of contact with the calls from their parent species during their ontogeny, suggesting a strong genetic basis for vocal behaviour (Long et al, 1998) in deer. A similar outcome is observed in hybrids of red deer and wapitis, as well as in hybrids of Pere David’s deer, Wapitis and red deer (Reby, pers. obs.).

While this study, highlighting the differences between Corsican deer vocal behaviour and that of other closely related subspecies, will not end the debate surrounding the phylogenetic status of this population, it certainly emphasizes the need to protect it. It also calls for further studies of the vocal behaviour of the Mediterranean populations of red deer, including the Spanish, Italian (Mesola wood) and North African populations to assess the degree of differentiation of the Corso-Sardinian deer relative to these other red deer populations.

### **Acknowledgements**

We thank Karen McComb, Elisabetta Vannoni and two anonymous referees for their extremely helpful comments. The reintroduction program, which was initiated by the Parc Naturel Régional de Corse (PNRC), involves many partners and participants. We thank all authors of unpublished reports, as well as the PNRC scientists and technicians, and particularly G. Feracci. We also thank colleagues at the Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) for discussions and support. The study on the captive population was funded by the Direction Régionale de l’Environnement, the Office de l’Environnement de la Corse, the PNRC, and INRA.

### **References**

- Boersma, P., and D. Weenink. (2005). Praat: doing phonetics by computer (Version 4.3.22). Retrieved from <http://www.praat.org>
- Bonnet, G. & Klein, F. (1991). *Le Cerf*, Hatier Editions. Hatier.
- Boutier, C. & Kidjo, N. (2002). Etude détaillée de la végétation des enclos à cerfs (Quenza, Casabianda et Ania). Unpublished Report, Université Pascal Paoli - Parc Naturel Régional de Corse. Corte - Ajaccio, France.
- Buffon, M. (Eds.) (1756). *Le chat; les animaux sauvages; le cerf; le daim; le chevreuil; le lièvre; le lapin - Description de ces animaux et des parties du Cabinet qui s'y rapportent. Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy (1749-1767). Volume VI. Imprimerie Royale, Paris, France.*
- Cap, H., Aulagnier, S., Deleporte, P., 2002. The phylogeny and behaviour of Cervidae (Ruminantia, Pecora). *Ethol. Ecol. Evol.* 14, 199-216.
- Cap H., Deleporte P., Joachim J. & Reby D. (in press). Male vocal behavior and phylogeny in deer. *Cladistics*.
- Cetti, F. (1774). *I quadrupedi di Sardegna*. G. Piatolli, Sassari, Italy.
- Charlton B., Reby, D. & McComb, K. (2007). Female red deer prefer the roars of larger males. *Biology Letters*. 3, 382-385
- Clutton-Brock, T. H. & Albon, S. D. 1979. The roaring of red deer and the evolution of honest advertising. *Behaviour*, 69, 145–170.
- Demeautis, G. (1984). *Cervus elaphus corsicanus: rapport de mission. Synthèse bibliographique et projet d'étude*. 4 tomes. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France.
- Erxleben, J.C.P. (1777). *Systema regni animalis per classes, ordines, genera, species, varietates cum synonymia et historia animalium: Classis I. Mammalia. Volume XLVIII*. Weygang, Leipzig, Germany. 636 pp.
- Fant, G. 1960. *Acoustic Theory of Speech Production*. The Hague: Mouton.
- Feracci, G. (2000). Projet de réintroduction du cerf de Corse. *Courrier de la Nature*, 182, 29-30.
- Feighny, J.A. , Williamson K.E. and Clarke, J.A. (2006) North American elk bugle vocalizations : male and female bugle call structure and context. *Journal of Mammalogy*, 87, 1072–1077.
- Fitch, W.T. (1997). Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *Journal of the Acoustical Society of America*, 102, 1213-1222.
- Fitch, W. T. (2000). Skull dimensions in relation to body size in nonhuman mammals: The



- causal bases for acoustic allometry. *Zoology* 103: 40-58.
- Fitch, W.T. & Reby, D. (2001). The descended larynx is not uniquely human. *Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences*. 268, 1669-1675.
- Fitch, W. T. & Hauser, M. D. (2003). Unpacking honesty: generating and extracting information from acoustic signals. In: *Animal Communication* (Ed. by A. Megala-Simmons & A. Popper). Berlin: Springer-Verlag.
- Fitzinger, L.J. (1874). Kritische Untersuchungen über die Arten der natürlichen Familie der Hirsche (Cervi). *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, 69, 575-577.
- Gervais, P. (1854). *Zoologie et paléontologie française : Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France*. A. Bertrand. Paris, France.
- Hajji, G.M., Charfi-Cheikrouha, F., Lorenzini, R., Vigne, J Günther B. Hartl, J.B. and Zachos F.E. (2008). Phylogeography and founder effect of the endangered Corsican red deer (*Cervus elaphus corsicanus*). *Biodiversity and Conservation*, 17, 659-673.
- Janik, V.M. & Slater, P.J.B. (1997). Vocal learning in mammals. *Advances in the Study of Behavior*, 26, 59-99.
- Jenkins, D. (1967). Red Deer in Sardinia. Report to the Italian World Wildlife Fund. Unpublished Report, Cagliari, Italy.
- Jenkins, D. (1968). Il Cervo sardo Associazione Italiana per il World Wildlife Fund. Unpublished Report, Cagliari, Italy.
- Joleaud, L. (1913). Etudes de géographie zoologique sur la Berbérie. I. Les Cervidés. *Revue africaine*, 56, 471-499.
- Joleaud, L. (1925). Etudes de géographie zoologique sur la Berbérie. Les Ruminants cervicornes. *Glasnik Hrvatskoga prirodoslovnoga Drustva*, 38-39, 263-322.
- Kidjo, N. (2007). Conservation du cerf de Corse : caractérisation biologique et étude des populations captives. Phd thesis, 380pp.
- Kidjo, N., Feracci, G., Bideau, E., Gonzalez, G., Mattéi, C., Marchand, B. & Aulagnier, S. (2007). Extirpation and reintroduction of the Corsican red deer (*Cervus elaphus corsicanus*) in Corsica. *Oryx*, 41 (4), 488-494.
- Leoni, J. (1985). Le cerf de Corse : projet de réintroduction. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*, 94, 18-20.
- Lomolino M. V. (1985) Body Size of Mammals on Islands: The Island Rule Reexamined. *The American Naturalist*, 125, 310-316.

- Long, A.M., Moore, N.P. & Hayden, T.J. (1998). Vocalizations in red deer (*Cervus elaphus*), sika deer (*Cervus nippon*), and red x sika hybrids. *Journal of Zoology*, 244, 123-134.
- Ludt, C.J., Schroeder, W., Rottmann, O. & Kuehn, R. (2004). Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31, 1064-1083.
- Lydekker, R. (1898). *The deer of all lands. A history of the family Cervidae living and extinct.* Rowland Ward, London, UK.
- Macedonia, J.M. & Stranger, K.F. (1994). Phylogeny of the Lemuridae revisited: Evidence from communication signals. *Folia Primatologica* 63, 1-43.
- McComb, K. 1987. Roaring by red deer stags advances oestrus in hinds. *Nature*, 330, 684-649.
- McElligott, A. G., Birrer, M. & Vannoni, E. (2006). Retraction of the mobile descended larynx during groaning enables fallow bucks (*Dama dama*) to lower their formant frequencies. *Journal of Zoology* **270**, 340-345.
- Michaux, J.R., De Bellocq, J.G., Sarà, M. & Morand, S. (2002). Body size increase in insular rodent populations : a role for predators ? *Global Ecology & Biogeography*, 11, 5, 427-436.
- Miller, G.S. (1912). *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia), in the collections of the British Museum.* British Museum (Natural History), London, UK.
- Pereira, E. (2000). Présence du Cervidé *Megaloceros (Nesoleipoceros) cazioti* (Depéret, 1897) dans le gisement pléistocène de Corte (Corse). *Géodiversitas*, 22, 433-455.
- Pitra, C., Fickel, J., Meijaard, E. & Groves, C. (2004). Evolution and phylogeny of old world deer. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33, 880-895.
- Poole, J.H., Tyack, P.L. Stoeger-Horwath AS & Watwood, S. 2005. Animal behaviour: Elephants are capable of vocal learning. *Nature* 434, 455-456.
- Reby, D., Joachim, J., Lauga, J., Lek, S. & Aulagnier, S. (1998). Individuality in the groans of fallow deer (*Dama dama*) bucks. *Journal of Zoology*, 245, 79-84.
- Reby, D. & McComb, K. (2003a). Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal Behaviour*, 65, 519-530.
- Reby, D. & McComb, K. (2003b). Vocal communication and reproduction in deer. *Advances in the Study Behaviour*, 33, 231-264.

- Reby, D., McComb, K., Cargnelutti, B., Darwin, C, Fitch, W.T. & Clutton-Brock, T.H. (2005). Red deer stags use formants as assessment cues during intrasexual agonistic interactions. *Proceedings of the Royal Society, London*, 272, 941-947.
- Roux, D. & Dubray, D. (1988). Le cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) : une seconde réintroduction en Corse. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*, 125, 12-14.
- Sanvito, S., Galimberti, F. & Miller, E.H. (2007). Observational Evidences of Vocal Learning in Southern Elephant Seals: a Longitudinal Study. *Ethology*, 113, 3, 137-146.
- Sueur, J. & Boistel, R. (1998). La Bioacoustique. *Le Courrier de la Nature*, 173, 32-37.
- Thaler, L. (1973). Nanisme et gigantisme insulaire. *La Recherche* **37**, 741–750.
- Titze, I.R. (1994). Principles of voice production. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- Torriani, M.V.G, Vannoni Elisabetta & McElligott, AGM. (2006). Mother-young recognition in an ungulate hider species: a unidirectional process. *The American Naturalist*, 168, 412-420.
- Vankova, D. & Malek, J. (1997). Characteristics of the vocalizations of Red Deer (*Cervus elaphus*) Hinds and Calves. *Bioacoustics*, 7, 281-289.
- Vannoni, E. & McElligott, A.G. (2007). Individual Acoustic Variation in Fallow Deer (*Dama dama*) Common and Harsh Groans : A Source-Filter Theory Perspective. *Ethology*. 113, 3, 223-234.
- Vigne, J.D. (1983). Le Cerf élaphe de Corse, In : Les mammifères terrestres non volants du post-glaciaire de Corse et leurs rapports avec l'homme : étude paléo-ethno-zoologique fondée sur les ossements. PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris, France, 501pp.
- Vigne, J.D. (1988). Les mammifères post-glaciaires de Corse : étude archéozoologique. *Gallia Préhistoire*, Supplément 26, 141-153.
- Vigne, J.D. & Marival-Vigne, M.C. (1988). Contribution à la connaissance du cerf de Corse (*Cervus elaphus*, Artiodactyla, Mammalia) et de son histoire. *Bulletin d'Ecologie*, 19, 177-187.
- Vigne, J.D., Bailon, S. & Cuisin, J. (1997) Biostratigraphy of amphibians, reptiles, birds and mammals in Corsica and the role of man in the Holocene turn over. *Anthropozoologica* 25-26:587-604
- Von den Driesch, A. & Boessneck, J. (1974) Kritische Anmerkungen zur Widerristhönenberechnungs aus Längenmessungen vor-und frühgeschichtlichen Tierknochen. *Säugetierkundliche Mitteilungen*, **40**, 325-348.

TABLES

**TABLE 1:** Comparison of acoustic variables between Corsican deer, Scottish red deer (Reby & McComb 2003a) and fallow deer male calls (Reby et al. 1998, Vannoni & McElligott, 2007).

<b>Males</b>		F0 = Fundamental frequency (Hz) ± Standard deviation (S.D.)								Duration (s) ± S.D.	Inflexion	Mean of VTL max (cm) ± S.D.
Species	N roars	N males	F0 start	F0 end	F0 min	F0 max	F0 mean	Min of F0 min	Max of F0 max			
<i>Cervus e. corsicanus</i>	497	7	46.4±7.2	34.9±3.4	32.1±2.7	52.0±8.3	40.1±3.2	20.0	98.7	1.8±0.3	6.0±2.7	68.6 ±1.1
<i>Cervus e. scoticus</i>	475	57	-	-	61.7±15	136.8 ±34.8	106.9 ±25.9	36.3	213.9	1.9±0.5	3.7±1.2	71.9 ±0.02
<i>Dama dama</i>	140	4	-	-	-	-	34.8±8.8	21.2	71.0	0.36±0.07	-	-
	153	16	-	-	22.3±2.5	34.7±6.2	28.2±3.7	16	55	0.38±0.07	-	58.2 ±1.8

**TABLE 2:** Structure Matrix from the Discriminant Function Analysis using the duration, source (F0) and filter (formant) variables. The correlation coefficients represent the contribution of each variable to the discrimination of the different individuals. Only coefficient >0.2 are represented. Coefficients > 0.4 are represented in bold.

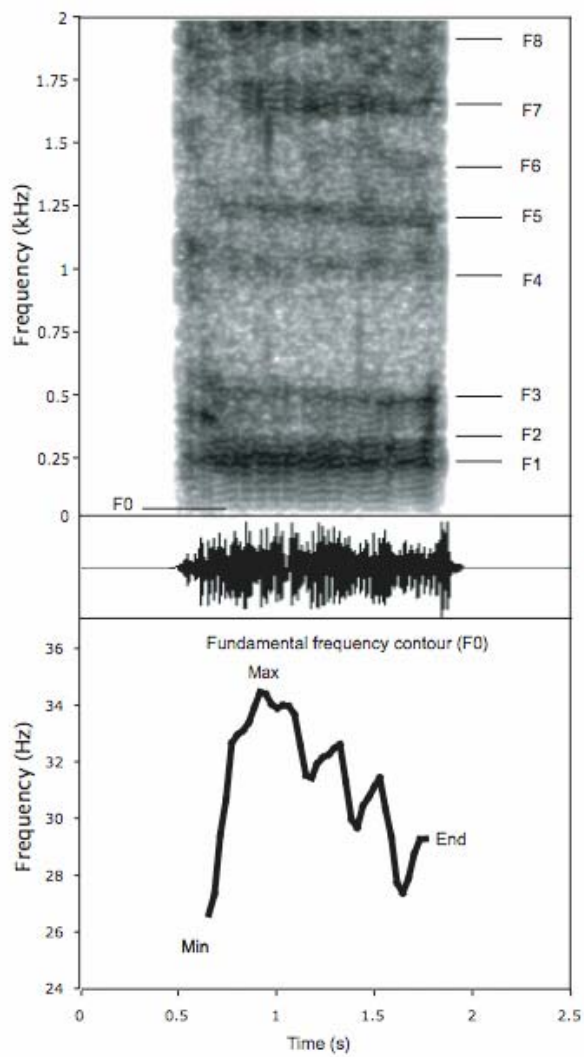
Variables:	Functions:					
	1	2	3	4	5	6
DURATION	-.396				-.251	
F0 end					-.367	
F0 start			.339		<b>-.426</b>	-.252
Max F0			.349		<b>-.567</b>	-.339
Mean F0	.227				-.391	-.365
Min F0	.254			-.222		
N inflexion					-.277	.203
F1	<b>.462</b>					
F2	.322		.343			<b>.485</b>
F3	.239	<b>-.420</b>	.207	.216	<b>.596</b>	
F4	.221		-.233	.245		.284
F5		.361	.327		.317	-.370
F6		<b>.648</b>	.254	.378	.231	
F7		.389		-.287	.219	
F8		.202		.367		
minΔF		<b>.614</b>	.231	.237	.435	
Eigenvalue	1.84	1.23	.90	.63	.17	.10
% variance explained	37.8	25.3	18.5	13.0	3.5	2.0

**TABLE 3:** Comparison table showing the mean acoustic variables for Corsican deer, central European red deer (Vankova & Malek 1997) and fallow deer female (Torriani et al. 2006) contact calls.

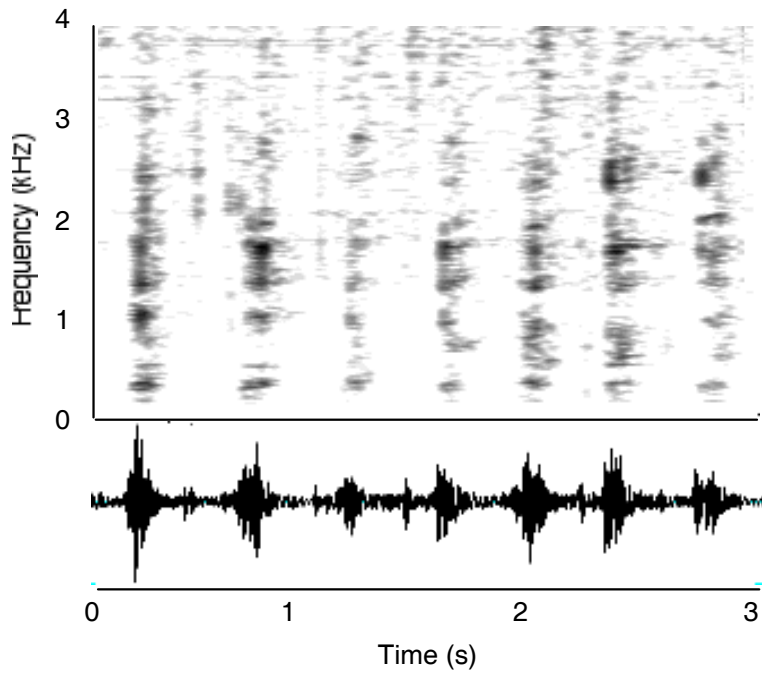
<b>Females</b>	N calls	N Females	F0 = Fundamental frequency (Hz) ± Standard Deviation (S.D.)					Duration (s) ± S.D.	Inflexion ± S.D.
Species			F0 start	F0 end	F0 min	F0 max	F0 mean		
<i>Cervus e. corsicanus</i>	<b>105</b>	<b>14</b>	<b>91.1 ±19.3</b>	<b>63.7 ±11.2</b>	<b>64.0 ±10.7</b>	<b>102.7 ±22.6</b>	<b>86.7 ±16.6</b>	<b>0.6 ±0.2</b>	<b>1.1±0.3</b>
<i>Cervus e. hippelaphus</i>	59	8	-	-	-	-	108.35±1 5.2	0.27 ±0.14	-
<i>Dama dama</i>	487	14	-	-	152.7	579.1	365 ±85.7	0.35 ±0.08	-

**TABLE 4:** Comparison table showing the mean acoustic variables for Corsican deer, central European red deer (Vankova & Malek 1997) and fallow deer (Torriani et al. 2006) young contact calls.

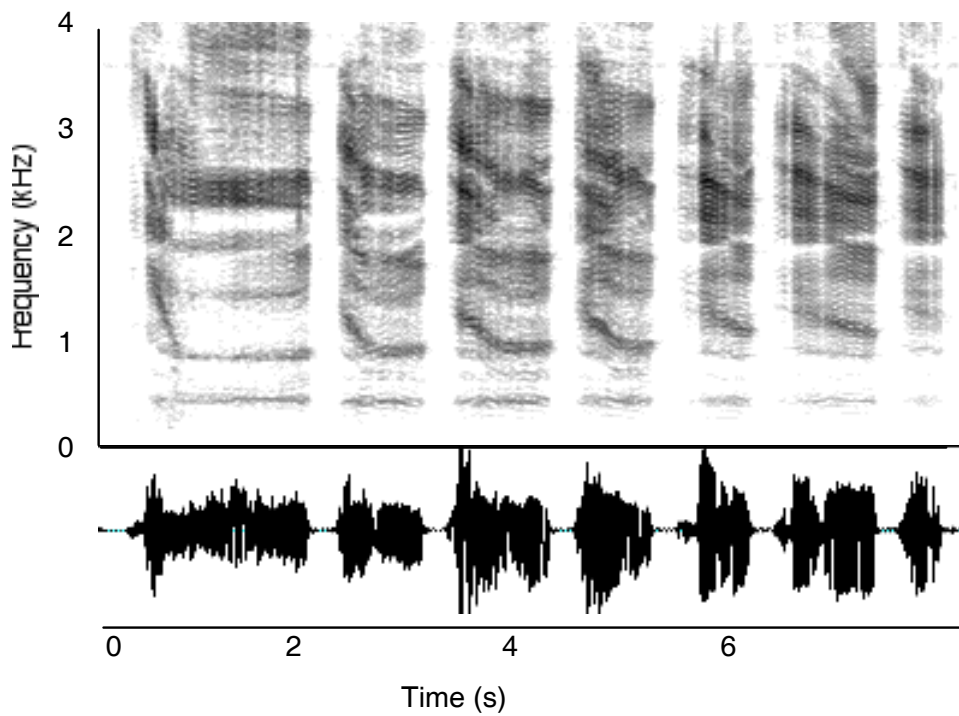
<b>Calves</b>	N calls	N calves	F0 = Fundamental frequency (Hz) ± Standard deviation (S.D.)					Duration (s) ± S.D.	Inflexion ± S.D.
Species			F0 start	F0 end	F0 min	F0 max	F0 mean		
<i>Cervus e. corsicanus</i>	<b>77</b>	<b>&gt; 4</b>	<b>658.4</b>	<b>511.2</b>	<b>506.5</b>	<b>710.0</b>	<b>623.4</b>	<b>0.42</b>	<b>1.1</b>
<i>Cervus e. hippelaphus</i>	32	7	-	-	-	-	736.97±177.7	0.26±0.12	-
<i>Dama dama</i>	574	12	650±67	638±50	598±64	699±52	653±57	0.15±0.04	-



**Figure 1:** Top : Spectrogram of a common roar with the measured variables : the fundamental frequency (F0), and the formants (F1 – F8). Bottom : F0 contour extracted from the above roar.

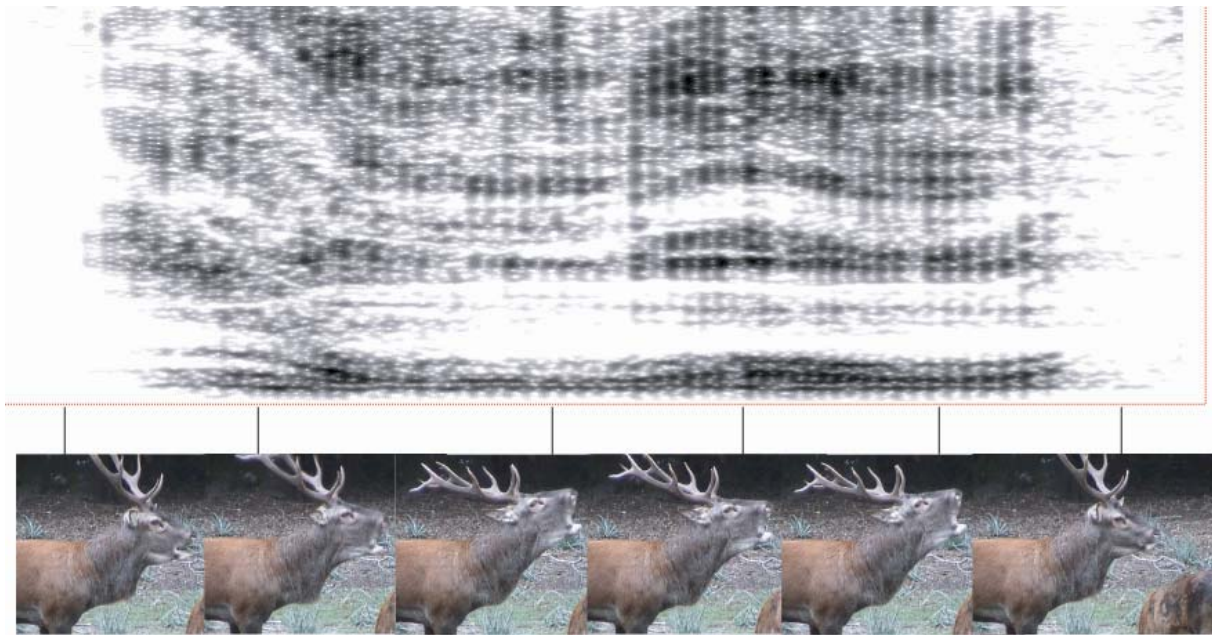


**Figure 2:** Spectrogram representing a series of chase barks from a Corsican stag

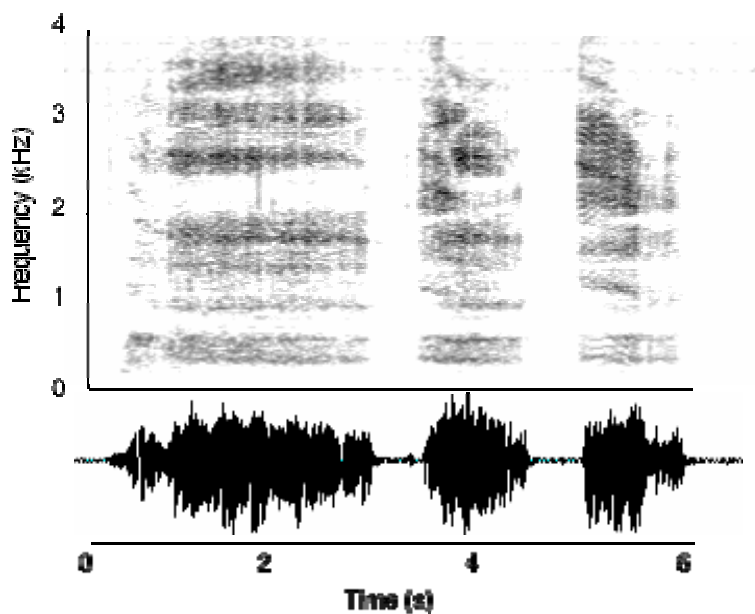


**Figure 3:** Spectrogram representing a bout of 7 common roars from a Corsican stag.

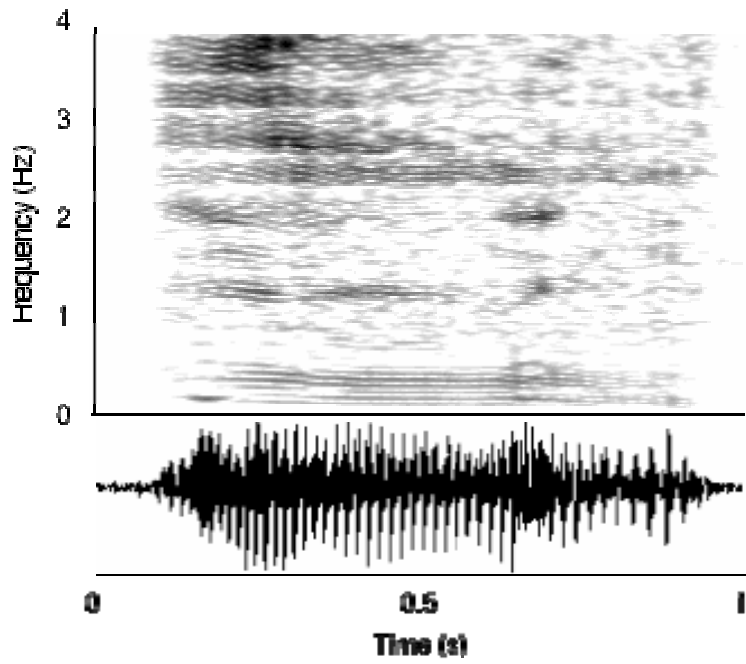




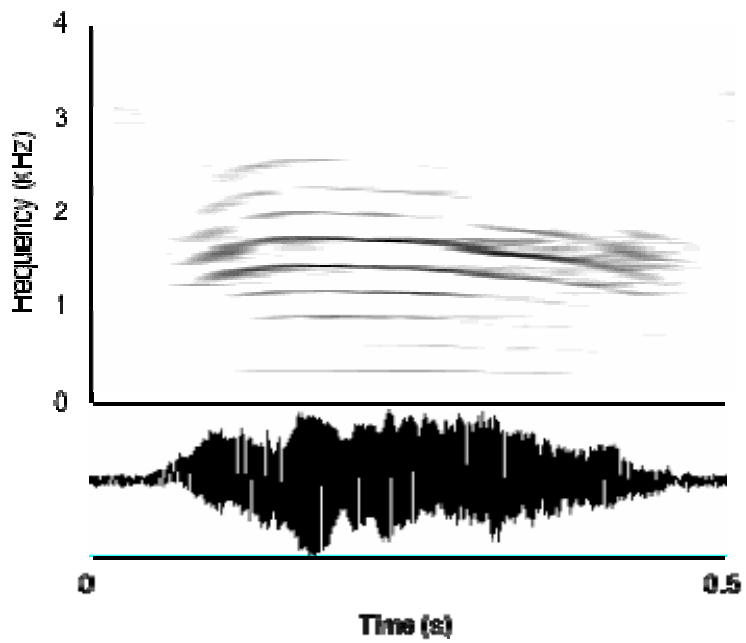
**Figure 4:** spectrogram of a common roar with synchronised video frames, illustrating the relationship between the formant frequencies and the posture of the animal.



**Figure 5:** Spectrogram of a bout of harsh common roars from a Corsican stag. In contrast with red deer harsh roars, formants are modulated, reflecting vocal tract length adjustments.



**Figure 6.** Spectrogram of a Corsican deer female contact call.



**Figure 7.** Spectrogram of a Corsican deer calf contact call





## Summary

The Corsican red deer (*Cervus elaphus corsicanus*) has been extirpated from Corsica in the late sixties. In 1985, the Regional Natural Park of Corsica implemented the reintroduction of this threatened taxon, through a conservation action plan, including three steps: (1) importing animals (13) from Sardinia to be the founder population, (2) captive breeding of three populations in enclosures in order to provide animals to be released in the wild, and (3) releasing of groups of deer in suitable Corsican habitats.

We carried on simultaneous different studies on the three captive populations in order to: (1) analyse their phenotypic, genetic and health status, (2) investigate factors influencing population dynamics and social organization, and (3) optimise the management of captive breeding thanks to convenient results.

From 2002 to 2006, we have been trapping deer in the enclosures in order to monitor morphometrics and take suitable samples for genetic and parasite surveys. Animals were then individually tagged (necklace and eartag) for subsequent observations according to a standardised protocol.

Deer reintroduced in Corsica are smaller than Red deer from the continent, and males emit deeper vocalizations during the rutting period. Investigations for pathogens and parasites revealed animals in good health condition. The genetic study showed a low level of allelic polymorphism (microsatellites), but no noticeable inbreeding depression in any population. We observed a social organization very similar to that is reported for the continental deer with a sexual segregation out of the rutting period. However the different grouping pattern of females in the enclosures of Quenza and Casabianda leads to different mating and siring success of individual males of these populations.

Based on these results and previous knowledge, updated guidelines are proposed for improving the captive breeding programme as well as preparing new reintroduction in the wild.

**Nicolas KIDJO**

**Conservation du Cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) :  
Caractérisation biologique et étude des populations captives**

Soutenue le 13 Juin 2007

Université Pasquale Paoli

Spécialité : Eco-éthologie et Biologie de la Conservation

**Résumé**

Les derniers cerfs de Corse (*Cervus elaphus corsicanus*) ayant disparu de l'île vers 1968, le Parc Naturel Régional Corse a entrepris sa réintroduction en 1985. Le programme de conservation de ce taxon menacé comporte trois phases : (1) la constitution d'une population souche à partir de 13 individus provenant de Sardaigne, (2) le développement de trois populations en enclos pour produire des animaux à relâcher en nature et (3) le lâcher de groupes d'individus sur différents sites propices.

Par une approche pluridisciplinaire, en étudiant les trois populations captives, nous avons pour objectifs de : (1) caractériser d'un point de vue phénotypique, génétique et sanitaire les populations captives, (2) analyser les facteurs influant sur la dynamique démographique et l'organisation sociale de ces populations et (3) en tirer des enseignements pratiques permettant d'optimiser le fonctionnement des enclos de reproduction.

Entre 2002 et 2006, nous avons capturé les animaux dans les enclos afin de les mesurer et d'effectuer des prélèvements pour des études génétiques, parasitologiques... Les animaux étaient alors marqués individuellement (collier et boucle) pour des observations régulières selon un protocole standardisé. Les cerfs réintroduits en Corse présentent deux particularités phénotypiques : une taille plus petite et des vocalisations plus graves que celles du cerf élaphe. Le suivi des principales pathogènes et parasites a montré les bonnes conditions sanitaires des élevages. L'étude du polymorphisme génétique n'a pas révélé de consanguinité notable dans les trois populations. La structure sociale est identique à celle du cerf élaphe avec une ségrégation des sexes hors période de rut. Cependant, il ressort que l'organisation sociale des femelles, différente dans les enclos de Quenza et de Casabianda, influe sur le taux de participation des mâles à la reproduction.

A l'issue de cette étude, un certain nombre de recommandations sont émises pour la gestion des enclos de reproduction et la poursuite du programme de réintroduction.

**Mots clés**

Cerf de Corse, morphométrie, vocalisations, parasites, pathologie, génétique, comportement, fonctionnement des populations, élevage, conservation.